Synthèses

# Architecture et croissance des plantes

## Modélisation et applications

Philippe de Reffye, Marc Jaeger, coordinateurs
Daniel Barthélémy, François Houllier



éditions Quæ

# Architecture et croissance des plantes
# Modélisation et applications

## Philippe de Reffye, Marc Jaeger, Daniel Barthélémy, François Houllier, coordinateurs

Écoutez mon cher, nous sommes tous des voleurs, mais au bout du compte nous serons jugés sur ceci : qui avons-nous choisi de piller et qu'en avons-nous fait ?

Martha Graham à un journaliste et citée par Simon Leys dans *Le bonheur des petits poissons*, 2008.

**Avertissement au lecteur**

Cet epub contient de nombreuses formules et équations mathématiques ; il est nécessaire pour les lire d'utiliser un *reader* capable d'exploiter la norme MathML.

Les couleurs de certains schémas sont associées aux âges physiologiques et au fonctionnement des organes des plantes simulées. Le lecteur trouvera la légende de ces couleurs dans les figures concernées et en annexe de cet ouvrage.

Il trouvera également en annexe la liste des opérateurs et des variables utilisés dans l'ouvrage.

ISBN : 978-2-7592-2622-1

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex



www.quae.com



Pour toutes questions, remarques ou suggestions : quae-numerique@quae.fr



# Soutiens de l’ouvrage

L’ouvrage fait l’objet d’un soutien par la Fondation Agropolis sous la reference ID 1600-027 à travers le programme « Investissements d’avenir » (Labex Agro ANR-10-LABX-0001-01).







Il a été également soutenu par le Cirad et l’Inra.







Il a été écrit à partir des recherches menées en **France** au Cirad, à l’Inra, à l’Inria, au CNRS, à Centrale Supelec (École centrale de Paris), à l’Université Joseph Fourrier de Grenoble, à l’université de Franche-Comté, à l’Institut technique de la betterave et à Bionatics SA ; en **Côte d’Ivoire** à l’université d’Abidjan ; à **Madagascar** à l’université de Mahajana ; au **Togo** à l’université de Lomé ; aux **Pays-Bas** à l’université de Wageningen ; en **Chine** à l’Université chinoise d’agriculture (CAU), à l’Académie chinoise des sciences (CAS), à l’Académie chinoise de foresterie (CAF), à l’Institute of Forest Resource Information Techniques, au Laboratoire franco-chinois de recherche en informatique, automatique et mathématiques appliquées (Liama) et au Centre d’études forestières du **Canada** (CEF).

# Remerciements

PHILIPPE DE REFFYE

J’exprime ici toute ma gratitude aux chercheurs et aux responsables des institutions de recherche qui ont rejoint et soutenu les projets de l’unité de recherche mixte de botanique et modélisation de l’architecture des plantes et des végétations (Amap) et du modèle GreenLab sur le long terme.

La modélisation de la croissance et de l’architecture des plantes a fait l’objet de toute mon attention pendant ma carrière de chercheur au Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad), sur plus de quarante ans. Ma carrière a empiété souvent sur ma vie familiale et c’est grâce à la compréhension et à l’encouragement constant de mon épouse Catherine, que j’ai pu mener à bien les projets de recherche et l’encadrement des nombreuses thèses dont j’ai eu la responsabilité. C’est à elle et à mes enfants que j’exprime en tout premier lieu ma reconnaissance, pour avoir toléré, à la maison, des heures supplémentaires en modélisation, pendant les week-ends ou les vacances ! À eux, un grand merci.

Je l’ai dit fréquemment, l’introduction de l’architecture des plantes comme nouveau concept en recherche agronomique pour l’amélioration de la production végétale ne répondait à aucune nécessité ou programmation scientifique. À l’origine, dans les années 1970, la curiosité m’a amené à identifier et à quantifier le développement de l’architecture des caféiers, en modélisant le fonctionnement des méristèmes. La bienveillance des directeurs de l’Institut de recherches du café, du cacao et autres plantes stimulantes (IRCC) de Côte d’Ivoire (M. Belin et J. Capot), intéressés par cette approche, m’a permis d’entreprendre une thèse sur le sujet. Ils m’ont laissé toute liberté et ils m’ont donné les moyens de mon travail avec l’acquisition des premiers micro-ordinateurs disponibles sur le marché. C’est avec l’appui du physicien Bernard Lapasset de l’université d’Abidjan que j’ai pu m’initier à la simulation informatique.

Un projet de recherche de long terme comme celui de GreenLab nécessite non seulement une collaboration scientifique pluridisciplinaire suivie, mais aussi un fort appui institutionnel.

Dans l'histoire de l'unité de recherche Amap, j'ai une gratitude particulière pour les premiers chercheurs qui ont contribué à sa création et à son développement, ceux dont les actions et les projets ont débordé le cadre scientifique pour atteindre une valorisation industrielle. Merci à René Lecoustre et à Marc Jaeger pour avoir fait de Amap un pionnier dans la représentation des plantes et des paysages, à l'origine de la société Bionatics. Merci aussi à Joël Sor, directeur des systèmes d'information du Cirad, qui a soutenu le projet dans sa composante matérielle, logicielle et commerciale.

Une mention spéciale doit être faite pour des enseignants-chercheurs qui ont enrichi les projets Amap-GreenLab en y apportant leur savoir-faire et en lui donnant une reconnaissance dans leur propre discipline. En botanique : Francis Hallé et Claude Edelin, pour les concepts botaniques d'architecture des plantes introduits dans le modèle. En agronomie : Michaël Dingkuhn du Cirad, Ep Heuvelink de l'université de Wageningen et Jérémie Lecoeur de Montpellier SupAgro, Jean-Claude Maihol de l'Irstea pour les concepts des modèles de cultures et leurs adaptations au modèle. En informatique : Jean Francon, Claude Puech, Maurice Goursat, Jean-Pierre Quadrat pour avoir formalisé le modèle sous forme de grammaire, le rendant ainsi plus lisible aux mathématiciens. L'intérêt et le soutien qu'ont donné au modèle, les mathématiciens Philippe Flageolet, André Gagalowitz, Michel Fliess, Michel Sorine de l'Institut national de recherche en informatique et en automatique (Inria) et les informaticiens David Hill de l'université de Clermont-Ferrand et Jean-Daniel Zucker de l'Institut de recherche pour le développement (IRD) ont constitué un précieux encouragement.

L'ouvrage s'appuie sur le travail des nombreux auteurs et contributeurs qui se sont engagés scientifiquement à ma suite, convaincus par l'intérêt du sujet. Grâce à eux, j'ai beaucoup appris de leurs disciplines et nous avons pu les faire dialoguer entre elles. Je les remercie tous pour avoir contribué, avec passion, à enrichir la pluridisciplinarité du projet. Il y a toujours un risque de prendre le chemin de l'innovation hors d'une programmation scientifique. Si on en juge par les milliers de citations qui mentionnent les

nombreuses publications en commun issus du projet, l’investissement a été payé de retour.

Grâce à un appui pluri-institutionnel sans faille, toutes ces recherches sur la croissance et l’architecture des plantes ont été réalisées dans des structures créées spécialement pour cela. Ma gratitude va d’abord à Hervé Bichat et Jean-Marie Sifferlen, dans les années 1980 respectivement directeur du Cirad et secrétaire général en même temps que directeur du département Gerdat. Convaincus par la qualité du projet, ils ont tous deux décidé, de la création de l’unité Amap et ils ont soutenu son développement. Les recherches en architecture des arbres tropicaux ont bénéficié d’un fort appui des anciens instituts du Cirad[1] .

C’est grâce à Alain Coleno, directeur du secteur végétal à l’Inra et à Yves Birot, directeur du département Forêt qu’Amap est devenu dans les années 1990, un laboratoire commun entre le Cirad et l’Inra, permettant ainsi de nombreux travaux sur l’architecture et les peuplements des arbres forestiers. Le modèle a aussi bénéficié du soutien des instituts techniques agronomiques, le Centre technique interprofessionnel fruits légumes (CTIFL), IDF et ITL.

En Chine, dans les années 2000, au laboratoire franco-chinois de recherche en informatique, automatique et mathématiques appliquées (Liama) commun entre l’Académie chinoise des sciences (CAS) et l’Institut national de recherche en informatique et en automatique (Inria), le projet GreenLab a vu le jour en coopération avec le Cirad, grâce à l’appui du professeur Ma, directeur de l’Institut d’automatique de Pékin, d’Olivier Monga, directeur français du Liama et de Gilles Kahn, directeur scientifique de l’Inria. Dirigé par le professeur BaoGang Hu, ce projet a suscité de nombreux échanges franco-chinois et il a permis le développement des aspects mathématiques et des applications agronomiques du modèle, en liaison avec l’Université chinoise d’agriculture (CAU).

Enfin Digiplante, dernier né des projets Amap et GreenLab, a été hébergé dans le projet Metalau de l’Inria à Rocquencourt (dirigé par Maurice Goursat), en liaison avec le Liama (Pékin) et le Cirad. Il a été ensuite transféré à l’École centrale de Paris (devenue Centrale Supélec) avec la création du laboratoire éponyme Digiplante, à l’initiative de Christian Saguez, directeur du Laboratoire de mathématiques appliquées aux

systèmes (Mas). Désormais, Paul-Henry Cournède, directeur du projet, contribue, par son dynamisme, au développement du modèle GreenLab et encadre de nombreux doctorants qui développent le formalisme et les méthodes statistiques liées à GreenLab. Digiplante a ainsi permis de nombreux échanges franco-chinois sous forme de thèses ou de post-doctorats.

Il me faut citer enfin les contributions essentielles : en France, de l'Institut technique français de la betterave industrielle (ITB), de l'Institut de recherche pour le développement (IRD) et de l'Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), aux Pays-Bas, de l'université de Wageningen, au Canada, de l'université du Québec à Montréal (UQAM) et au Togo, de l'université de Lomé.

Pour finir, j'adresse à l'équipe des éditions Quæ, et tout particulièrement à Françoise Réolon, toute ma reconnaissance pour la réalisation de cet ouvrage qui a nécessité un important travail éditorial et de préparation technique.

---

1 Institut de recherches du café, du cacao et autres plantes stimulantes (IRCC), Institut de recherches sur le coton et les textiles exotiques (IRCT), Institut de recherches pour les huiles et oléagineux (IRHO), Institut de Recherches sur le Caoutchouc (IRCA), Institut de Recherches sur les *Fruits* et Agrumes (IRFA).

# Préface

> Je rêve d'une botanique qui saurait se déterminer de façon autonome, selon ses propres règles, cessant d'être à la traîne derrière la physiologie animale ou humaine : prenant en compte la plante elle-même, comme une forme de vie originale, comme un modèle en matière d'autonomie et de restauration de l'environnement, elle pourrait retrouver sa place au centre des sciences de la vie. Dans notre monde de fric, de frime, de pub, de bruit, de pollution et de brutalité, quel meilleur témoignage que celui des plantes, belles et utiles, discrètes et autonomes, silencieuses et d'une totale non-violence ?
>
> Francis Hallé[2]

Depuis quelques années déjà, les livres stimulants du botaniste Francis Hallé ont apporté la preuve que les plantes avaient bien des choses à nous apprendre. Fascinés que nous sommes par les bêtes, nos frères en animalité, nous nous faisons encore bien souvent une idée étriquée du vivant, de la variété de ses formes comme de ses comportements et de ses stratégies. Il n'est donc nullement vain de chercher à représenter et à modéliser les plantes. Il se pourrait même qu'il y ait aujourd'hui une certaine urgence à le faire. Ne nous faut-il pas les représenter, les simuler — comme le botaniste patiemment les dessine encore — pour qu'enfin, plus largement, nous apprenions tous à les voir ?

Ce livre de synthèse rédigé avec soin et pédagogie par Philippe de Reffye et plusieurs de ses collègues français et chinois tombe à point nommé : il pousse encore plus loin l'admirable geste copernicien de décentrage encouragé par Francis Hallé car, en un sens, il en concrétise les attendus tant sur le plan technique et méthodologique qu'épistémologique. Ce que nous montre brillamment cet ouvrage, c'est qu'aujourd'hui peut-être, ce sont les modèles de plantes — au premier rang desquels figurent ceux de Philippe de Reffye et des équipes affiliées — qui nous indiquent le mieux ou le moins mal comment il conviendrait de modéliser et de simuler le vivant en général. À l'heure où de nombreux programmes de modélisation et de simulation à visée intégrative sont lancés, c'est-à-dire ces types de programmes de recherche visant à simuler un organe voire un organisme tout entier comme une cellule eucaryote complète, le cerveau ou encore le corps humain, et à l'heure où des débats font rage à l'échelle internationale

au sujet des approches les plus susceptibles de permettre une modélisation sur ordinateur à la fois biologiquement pertinente et réellement prédictive, le livre de De Reffye et de ses collègues pourrait bien apporter des éléments de réponse décisifs.

Mais peut-il y avoir réellement de la science derrière ce qui peut apparaître de prime abord comme de simples simulations informatiques et de belles images ? Il y a quelques années encore, quelques-uns pouvaient en douter. Si certaines simulations peuvent effectivement n'être que des numérisations de scènes relevant de la détection de forme et de la synthèse automatique d'images 3D à visée purement descriptive, il convient ici de faire la part des choses. Les modèles mathématiques et les modèles de simulation de Philippe de Reffye et de ses équipes mènent à des calculs biologiquement significatifs et à des *images extrêmement sérieuses* car ils reposent sur une somme considérable de savoirs à la fois botaniques, agronomiques et mathématiques, savoirs patiemment accumulés, choisis, critiqués, confrontés puis patiemment imbriqués pendant une longue histoire dont j'ai tenté ailleurs de retracer les épisodes charnières[3] . Je vais en évoquer quelques jalons ici pour mémoire. Quand je revois cette histoire après coup, avec ses tâtonnements et ses rencontres de hasard, avec ses opportunités aussi, et après en avoir plusieurs fois rediscuté avec Philippe de Reffye et ses collègues, je ne peux m'empêcher d'admirer le niveau d'abstraction, d'efficacité mais aussi et toujours le niveau de sensibilité à la diversité des plantes réelles qui sont désormais atteints par cette approche.

L'histoire de la construction progressive du modèle GreenLab — le modèle présenté dans cet ouvrage — s'est accélérée depuis une dizaine d'années mais elle a débuté il y a maintenant plus de quarante ans. Elle est intimement liée à l'ensemble de la carrière scientifique de Philippe de Reffye au Cirad, à son insatiable vocation de chercheur mais aussi à ses rencontres heureuses et à ses interactions précoces avec des collègues comme Hervé Bichat, Alain Coléno, Jean Françon, François Houllier, Daniel Barthélémy et bien sûr aussi avec tous ses doctorants, dont Marc Jaeger, Frédéric Blaise et Paul-Henry Cournède. À partir de l'enquête d'histoire essentiellement conceptuelle — mais aussi en partie institutionnelle — que j'ai proposée, on peut déceler quatre grandes périodes qui vont chacune de pair avec quatre grands types de modèles architecturaux de plantes.

La première période est celle des débuts et remonte au début des années 1970. À cette époque, Philippe de Reffye est jeune ingénieur agronome, en service à l'IFCC (Institut français du café et du cacao, qui allait plus tard rejoindre le Cirad à sa fondation), en Côte d'Ivoire. Dans le cadre initial d'une problématique agronomique de prévision de la fructification des caféiers, il est conduit à montrer d'une part les limites des modèles biométriques alors habituellement employés et d'autre part l'intérêt qu'il y a à s'aider de l'ordinateur pour procéder à une représentation pas à pas — une simulation en ce sens — certes très schématique mais historiquement exacte, de l'architecture quasi-complète du caféier. Ce premier modèle informatique de simulation de l'architecture permet de déclencher, au cours du programme, les processus stochastiques, processus dont les paramètres sont calibrés sur les données de terrain. Ces processus simulent une à une les naissances des fruits du caféier. Cette première période voit donc l'apparition d'un modèle de simulation architecturale valant pour une seule essence, le caféier.

Pour sa thèse d'État de 1979, thèse dans le jury de laquelle Francis Hallé siège, Philippe de Reffye propose un moteur de simulation de même type mais rendu « universel », c'est-à-dire cherchant à simuler toutes les architectures des plantes végétatives dans leur diversité, cela en allant au-delà du seul cas du caféier et en intégrant un grand nombre des particularités qualitatives et quantitatives auparavant répertoriées par les travaux des botanistes. L'idée-clé de ce travail consiste à considérer l'architecture d'une plante végétative comme le résultat de la dynamique de ses méristèmes, en lien avec la particularité du modèle architectural propre à son essence. Comme conséquence de cette idée, il convient de concentrer le moteur de simulation sur le fonctionnement des méristèmes.

Au début des années 1980, au retour de de Reffye en France, au Cirad, un collègue spécialiste de combinatoire et de mathématique discrète de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, Jean Françon, amplifie la portée de cette recherche en l'orientant vers des interactions fécondes avec la combinatoire, l'algorithmique et l'informatique graphique. Les étudiants de Françon contribuent à améliorer l'algorithme, la programmation mais aussi le rendu graphique des simulations effectuées par le modèle de de Reffye. Dans le cadre du laboratoire créé au Cirad de Montpellier, alors intitulé l'Atelier de modélisation de l'architecture des plantes (Amap), devenu plus

tard l'unité de recherche de botanique et modélisation de l'architecture des plantes et des végétations, cette troisième période verra le développement de plusieurs modèles de simulation universels toujours plus réalistes et toujours mieux conçus d'un point de vue informatique. Il s'avère cependant assez vite que le traitement computationnel efficace — privilégiant le calcul séquentiel — entre en contradiction avec la dynamique des méristèmes : les méristèmes fonctionnent en parallèle et non de façon séquentielle. D'autre part, les modèles de simulation d'Amap de première génération, même s'ils intègrent des savoirs hétérogènes déjà nombreux[4] (dont ceux qui permettent de simuler la flexion mécanique des branches ou l'auto-élagage) et relevant en partie d'un retour de la structure sur le fonctionnement de la plante, sont considérés par beaucoup comme de simples modèles de description de structures. De fait, s'ils simulent bien le développement, ils ne sont pas à même de prévoir la production de matière par photosynthèse et donc la croissance secondaire en réponse à des conditions environnementales données, chose qui intéresse l'agronome au plus haut point. Dans le cadre d'une association désormais actée avec l'Inra et d'autres institutions comme l'université de Montpellier, François Houllier — directeur d'Amap au début des années 2000 — et Philippe de Reffye orientent résolument les modèles structurels existants vers la prise en compte de connaissances physiologiques et fonctionnelles : en intégrant des connaissances d'écophysiologie comme la « loi de l'efficience de l'eau » et la « loi de la réponse à la température », Amap tend à développer de plus en plus des modèles « structurels-fonctionnels » qui ne sont donc plus prioritairement des modèles de simulation. La priorité réside non plus d'abord dans le rendu topologique et graphique de la structure architecturale mais avant tout dans le réalisme de la production de matière en réaction à des conditions environnementales. Les images de simulation deviennent clairement secondaires bien que, par leur réalisme botanique structurel conservé et par leur aspect prédictif essentiel, elles contribuent toujours d'une part à la vérification des hypothèses du modèle et d'autre part à la diffusion remarquable (comme cela avait été le cas très précocement, dès les années 1980) des logiciels Amap vers d'autres métiers que ceux qui sont strictement liés à l'agronomie comme le paysagisme, l'urbanisme ou l'analyse et l'interprétation d'images satellitaires.

À partir du début des années 2000, on entre donc nettement dans une quatrième période, celle que j'ai proposé de nommer « période de

remathématisation ». Cette période s'illustre par des avancées remarquables en termes de simplification mathématique et informatique des algorithmes mais aussi en termes de recentrage des concepts botaniques moteurs, cela en lien avec des chercheurs de l'Inria de France et de Chine, de l'Institut d'automatique de Pékin et de l'université d'agronomie de Chine. La structure auparavant simulée organes par organes est désormais calculée types de phytomères par types de phytomères : ce sont les quantités et les distributions des phytomères qui sont directement calculées. Leur naissance n'est donc plus simulée pas à pas. Comme on le verra dans cet ouvrage procédant de manière constructive, la partie de la théorie des processus stochastiques dite « théorie du renouvellement » est systématiquement employée en lien avec les concepts d'ordre de ramification et d'âge physiologique, cela pour mener à l'écriture non plus seulement de modèles de processus stochastiques mais directement d'équations algébriques reliant les moments ou les distributions des processus stochastiques qui sont en cause à chaque ordre. La simulation stochastique est donc moins présente que dans les logiciels « tout simulation » même si la variabilité finale des résultats obtenus reste semblable. Le nombre d'étapes de calcul s'en trouve considérablement réduit. Comme il est impossible de s'exprimer mieux que les auteurs eux-mêmes à ce sujet, je citerai ici brièvement un passage de la fin du chapitre 5 qui me paraît bien résumer la teneur de cette récente et formidable avancée :

> À partir de l'automate botanique de GreenLab, quelle que soit sa complexité, on peut déduire des opérateurs compacts sous forme matricielle, qui permettent d'écrire des algorithmes récursifs qui factorisent le calcul du développement et qui donnent directement la moyenne et la variance des nombres de phytomères produits par catégorie, sans recours à la simulation stochastique. Le résultat le plus important est que le temps de calcul dépend de l'âge de la plante et non du nombre d'éléments à fabriquer, comme c'est le cas des simulateurs de plantes classiques. La liaison nombre de phytomères produits et temps de calcul est quadratique. Un autre résultat important est que le mode quasi aléatoire basé sur les sous-structures donnent des simulations stochastiques de qualités comparables aux simulations pseudo aléatoires pour la moyenne et la variance avec des performances bien meilleures, car basées sur la factorisation en sous-structures. Les temps de calculs sont proportionnels à la taille de la collection et au carré de l'âge de la plante comme pour le mode algorithmique. De plus, le mode quasi aléatoire permet aussi de dessiner les plantes stochastiques d'une façon plus efficace Ce mode est par conséquent le choix du modèle GreenLab.

Ainsi, après une période qui a favorisé l'intégration de modèles de divers aspects ou organes de la plante sous la forme de simulation à base de modèle pluriformalisé, une période de maturité a succédé et elle a retrouvé

le chemin de l’élégance et de l’efficacité mathématique. Cette efficacité n’est pas tant recherchée en tant que telle, même si l’esprit peut certes se réjouir qu’une théorie davantage unitaire formellement ait remplacé les embranchements de computations de modèles partiels et de processus stochastiques : comme l’expliquent souvent les auteurs, elle est recherchée d’abord parce qu’elle autorise que des méthodes inverses existent qui permettent l’identification efficace et rapide sur le terrain des paramètres nécessaires au calibrage du modèle, ensuite parce qu’en simplifiant l’algorithme, son nombre d’étapes de computation diminue considérablement et que, par là et comme par contrecoup, sa visualisation sous forme d’image de synthèse en est facilitée, et enfin parce que cette simplification obtenue d’un côté permet d’un autre côté que le modèle continue à se tourner vers l’avenir c’est-à-dire continue à autoriser que toujours plus de savoirs botaniques et agronomiques stabilisés puissent encore venir s’y intégrer et s’y rendre compatibles.

Qu’admire-t-on au final dans une simulation de plantes particulièrement réaliste ? Ce n’est pas si évident de le savoir, à la réflexion. Est-ce que — à travers sa simulation — c’est la plante réelle que l’on admire dans son inventivité morphologique, la simulation n’en étant qu’une représentation évocatrice ? Ou bien est-ce la simulation que l’on admire dans sa capacité unique à répliquer et à feindre cette même plante ? Ou bien encore n’est-ce pas plutôt l’art et la maîtrise technique du concepteur de la simulation et des formalismes que l’on admire ? Ou bien finalement, n’est-ce pas le génie inventif du « concepteur » de la plante réelle, à savoir la bricoleuse et ingénieuse évolution des espèces ? On s’en doute : dans le regard et dans la pratique scientifique de Philippe de Reffye et de ses collègues, c’est tout cela à la fois. C’est la plante vivante d’abord, son histoire, sa dynamique, son développement et sa croissance, mais aussi leurs représentations, leurs formalisations, leurs simulations. C’est la raison pour laquelle ce livre — tout à la fois technique et synthétique — nous invite à de nouvelles admirations, à une *admiration* augmentée, comme on parle de réalité augmentée. L’admiration pour les plantes y est toujours présente et même directrice : elle ouvre le chemin à la connaissance, mais pas à n’importe quelle connaissance, à une connaissance respectueuse de la diversité car radicalement multi-types, réellement multidisciplinaire et pas seulement multifactorielle. Le recueil des données mène ici à des représentations intégratives mais mesurées, ainsi qu’à des applications opérationnelles de

ces représentations mesurées. Les échelles des phénomènes ne sont pas réduites, mais respectées. La pluralité des phénomènes est reconnue et intégrée. Ce qui est encore ignoré est également reconnu et pris en compte. C'est pourquoi, au final, il me semble que, malgré son indéniable technicité mathématique et sa mobilisation d'une nécessaire érudition botanique, ce livre doit trouver un large lectorat : ce lectorat sera amplement récompensé s'il est vrai que — ce dont je ne doute personnellement pas — les pratiques sérieuses et scientifiquement fécondes de modélisation et de simulation intégratives ont, au-delà d'une actualité brûlante et pour certaines d'une visibilité quelques peu prématurée, un avenir tout à fait considérable dans les sciences de la vie et même au-delà.

Franck Varenne

Maître de conférences en épistémologie, université de Rouen
Unité mixte de recherche GEMASS (CNRS - Paris Sorbonne)

---

2 Francis Hallé. *Éloge de la plante – Pour une nouvelle biologie*. Paris, Seuil, 1999.

3 Franck Varenne. *Du modèle à la simulation informatique*. Paris, Vrin, 2007.

4 J'ai alors proposé de nommer « modélisation pluriformalisée » la capacité que donne l'ordinateur d'intégrer et de co-calculer dans un unique programme informatique plusieurs modèles relevant de savoirs empiriques, théoriques ou explicatifs distincts et exprimés chacun dans des formalismes distincts.

# Introduction

Philippe de Reffye

Comment modéliser la croissance et l'architecture des plantes et pourquoi faire ? Combien de paramètres, nécessaires et suffisants, faut-il identifier dans la mise au point du modèle, pour pouvoir simuler la morphogenèse végétale le mieux possible ? Réciproquement, dans ce que l'on appelle « la méthode inverse », à partir des observations sur une plante, comment retrouver ces paramètres qui pilotent la croissance en biomasse et le développement architectural ? Sans théorie, il n'y a pas de mesures valables… Le sujet est beau et passionnant ! Il est par nature, pluridisciplinaire car il emprunte à la botanique, à l'agronomie, à la physique, aux mathématiques appliquées et à l'informatique. Un spécialiste de ces disciplines ne trouvera, dans cet ouvrage, rien de nouveau dans la sienne. Mais les choix faits dans chacune d'elles les font communiquer et fonctionner ensemble dans un modèle mathématique original par son étonnante adéquation à la diversité du règne végétal.

La modélisation de la croissance et de l'architecture des plantes s'inscrit logiquement dans le cadre d'une discipline récente, dénommée « biologie intégrative ». Selon Gilbert Chauvet (http://www.admiroutes.asso.fr/gilbertchauvet/index.htm) :

> « La biologie intégrative est une nouvelle science, dont le développement pose des difficultés théoriques difficiles et spécifiques issues des mathématiques, de la physique et de la biologie. Elle concerne la description intégrée des multiples phénomènes intervenant dans les divers niveaux des organisations structurale et fonctionnelle hiérarchiques du vivant (emboîtement de poupées russes). Le vivant est différent des systèmes physiques par sa construction hiérarchique tant structurale que fonctionnelle, et en conséquence par l'existence de discontinuités structurales. L'organisation hiérarchique selon les échelles d'espace et de temps est un élément fondamental de la biologie intégrative ».

## ⏩ Sur la croissance des plantes…

Il y a une étrangeté scientifique dans ce début du XXI$^{e}$ siècle : les végétaux sont plus connus et étudiés à l'échelle moléculaire, cellulaire ou au niveau du peuplement qu'à l'échelle de l'architecture de la plante entière, telle qu'elle nous apparaît, observable et manipulable :

– à l'échelle moléculaire, la physiologie végétale étudie les mécanismes de la photosynthèse, de la nutrition, de la respiration, de l'effet des hormones sur la croissance, et la génétique moléculaire détaille de mieux en mieux le génome des plantes et son action sur le fonctionnement ;

– à l'échelle de l'anatomie cellulaire, on a identifié depuis longtemps au microscope les différents types de cellules constituant les organes et l'organisation des méristèmes. La multiplication cellulaire fait l'objet actuellement, de modélisations mathématiques dans les règnes végétal et animal ;

– à l'échelle du peuplement végétal, les modèles de cultures de l'agronomie prédisent la récolte et la production de biomasse par unité de surface (généralement le $m^2$) et sa répartition dans les différents types de compartiments d'organes produits par les plantes (feuilles, fruits, entrenœuds, racines, etc.), en fonction de la surface foliaire et des facteurs environnementaux (température, lumière, eau, etc.).

– enfin, à l'échelle de la plante entière telle qu'on peut l'observer et la manipuler au niveau des organes, l'étude du fonctionnement végétal n'en est qu'à ses débuts.

La plante est un organisme vivant dont l'architecture se transforme constamment au cours de sa croissance. Cependant, il n'est pas habituel de regarder un végétal d'un point de vue dynamique. La vitesse de développement est trop lente pour être appréciée et l'œil non averti ne retient que la forme statique globale atteinte au moment de l'observation, sans y déceler l'historique de sa morphogenèse. La description de cette forme se fait avec des notions qualitatives très sommaires comme la notion de port (fastigié, en boule, pleureur, etc…).

L’accumulation des connaissances en biologie moléculaire et en physiologie végétale n’est pas suffisante pour rendre compte du fonctionnement du système plante entière. Celui-ci est le résultat d’un double mécanisme :

– le développement qui construit l’architecture de la plante comme un ensemble d’organes interconnectés, issus du fonctionnement des bourgeons (méristèmes), qui édifient les axes végétatifs ramifiés ;

– la croissance qui assure grâce à la photosynthèse, la fabrication et la répartition de la biomasse dans les organes de la plante afin d’assurer leurs expansions.

Dans un contexte de biologie intégrative, la compréhension du développement et de la croissance végétale nécessite les appuis de la modélisation mathématique qui se nourrit de la description du fonctionnement des organes à l’échelle de la plante entière, et de la simulation informatique qui construit son architecture. Il est illusoire de croire que l’on peut comprendre la morphogenèse des plantes en la réduisant à des concepts emblématiques comme les fractals ou le nombre d’or. La solution ne peut pas être représentée par une équation, aussi complexe soit-elle. Il est nécessaire d’analyser, en détail, le fonctionnement des entités du système plante, pour en faire des sous-modèles validés qui, par intégration et consolidation, font émerger le fonctionnement et la construction de la plante, c’est-à-dire sa morphogénèse.

# ⏩ Sur l’architecture des plantes…

Les premières études sur l’architecture des plantes ont été menées dans des cadres mono-disciplinaires.

## Les modèles architecturaux de la botanique à partir de 1980

F. Hallé et R. Oldeman (1978) établissent une typologie du développement des plantes et de leurs architectures à partir de la description du fonctionnement des bourgeons (continu, rythmique, floraison axiale, terminale, etc.). Vingt-six modèles sont suffisants pour décrire le monde végétal. Ces « modèles architecturaux », sous forme de schémas, utiles pour comprendre le développement de la plante à l’échelle de son architecture, ne contiennent pas d’information quantitative. Leurs affinités avec la typologie des inflorescences (grappe, corymbe, cyme, etc.) est remarquable. Les ouvrages qui prennent en compte la morphologie des plantes et leurs organisations sont rares. Le concept « architecture des plantes » est encore absent des ouvrages universitaires sur le développement végétal.

## Les modèles de plantes virtuelles de l’informatique à partir de 1990

Le rêve de l’informaticien est de trouver un formalisme mathématique et un algorithme universels qui contiennent implicitement toute la morphogenèse végétale. La simulation des plantes virtuelles est basée sur des formalismes informatiques divers. Arbres combinatoires (Janey, 1992), grammaires (Pruzinkiewicz, 1988, Kurth, 1989), fractals (Smith, 1984), système multi agents (Eschenbach, 2005), associés à des opérateurs géométriques pour reproduire l’architecture d’une plante où l’aspect esthétique joue un rôle de premier plan. Dans ce contexte, les organes feuilles, fleurs, entrenœuds n’ont qu’un rôle purement décoratif. Les règles sous-jacentes de construction contiennent très peu de connaissances botaniques ou agronomiques. La notion de méristème est le plus souvent absente et quand elle est présente, elle reste sommaire et exempte de toute approche

expérimentale. Cependant, les plantes virtuelles produisent des images de synthèse d'architectures de plantes de grande qualité (Deussen, 2005 ; Palubicki, 2009). Ce qui compte n'est pas la conformité aux règles de l'architecture des plantes (qui n'est accessible qu'aux botanistes) ou la production (qui n'est accessible qu'aux agronomes), mais l'aspect esthétique de l'image. En revanche, les plantes virtuelles montrent qu'il est possible de mathématiser leur développement avec des algorithmes simples et de matérialiser l'architecture produite par des maillages adaptatifs qui servent à la visualiser ou même à ajouter des fonctions photosynthétiques, hydrauliques ou mécaniques.

## Les modèles de plantes computationnelles de l'agronomie à partir de 2000

Ces modèles de plantes visent à simuler précisément le fonctionnement physiologique associé à la croissance et l'architecture de la plante en liaison avec les paramètres de l'environnement. Les organes jouent ici un rôle fonctionnel. Certains sont des « sources » de matière comme les feuilles et les graines, tous sont des « puits » et captent la matière disponible synthétisée selon leurs forces d'attraction pour assurer leur expansion en volume. La photosynthèse est calculée à partir de l'interception de la lumière par les feuilles et la biomasse produite est distribuée aux organes par diffusion dans la structure végétale selon un pas de temps. Les formes des organes sont restituées grâce à des allométries sur les volumes. Les plantes computationnelles sont produites par une simulation numérique détaillée du fonctionnement physiologique sous la dépendance de nombreux paramètres dont on teste les effets. Le support végétal du développement pour simuler la croissance reste le plus souvent très sommaire et loin de la réalité des connaissances acquises en architecture des plantes (sauf évidemment pour des plantes monocaules comme le maïs !). L'accent est mis sur la croissance et le développement est négligé. Ces types de plantes computationnelles sont inadaptés pour l'instant aux besoins de l'agronome car non validées : il n'y a pas de méthode inverse pour estimer les paramètres du modèle et les fonctions sources-puits des organes ne sont pas calibrées. Il s'agit plutôt d'un exercice académique qui capitalise et simule par un programme informatique un système complexe de connaissances en physiologie végétale (Allen, 2005 ; Wernecke, 2000).

## Des difficultés dans l’usage des plantes computationnelles

Cela paraît banal mais une des premières difficultés est de disposer des moyens humains et matériels pour mettre en œuvre les expériences agronomiques nécessaires à la mise au point et à la validation d’un modèle de croissance ! Les plantes croissent lentement et les suivis de croissance sont coûteux en temps et laborieux à mettre en œuvre.

L’architecture des plantes est complexe, souvent volumineuse, son aspect stochastique trouble une approche expérimentale. Les processus de mortalité génèrent de nombreuses pertes de données (senescence des organes, élagage des branches, etc.) et ne permettent pas de reconstituer la biomasse manquante.

Le choix des mesures à effectuer sur les plantes et l’assimilation des données est en soi un problème. En l’absence d’un modèle mathématique du développement, il n’est pas possible de définir un système de mesures sur l’architecture végétale propre à identifier et estimer les paramètres du fonctionnement à l’échelle de la plante entière par méthode inverse.

Enfin, sachant que le modèle n’approche qu’imparfaitement la plante dans sa réalisation, l’obtention préalable d’un jeu de données issues de la simulation du modèle est une phase nécessaire avant d’affronter la réalité, pour mettre au point les méthodes inverses qui permettent d’estimer les paramètres du système.

# ⏩ Le modèle GreenLab

Le modèle GreenLab exposé dans le présent ouvrage vise à apporter sa contribution aux plantes computationnelles, en s'appuyant sur les connaissances acquises en botanique (modèles architecturaux), en les croisant avec celles acquises en agronomie (modèles de cultures).

Quatre étapes sont nécessaires pour simuler la croissance et l'architecture d'un peuplement végétal.

## La modélisation mathématique du fonctionnement des méristèmes et du développement de l'architecture végétale

Les axes végétatifs sont édifiés par des méristèmes terminaux qui produisent des séries de phytomères entités botaniques de bases de l'architecture végétale, et ils sont constitués d'un entrenœud et d'un nœud qui porte des feuilles, des fruits et des bourgeons axillaires. Les méristèmes ont des états de différenciations (au plus une demi-douzaine) appelés « âges physiologiques », notion introduite par Rivals (1965). À chaque âge physiologique correspond une catégorie d'axe facilement identifiable morphologiquement sur une plante. Le long de ces axes les organes se disposent selon des « séries organiques », notion due à Buis (1984).

Les modèles architecturaux des plantes sont simulés en utilisant la notion d' « automate botanique » (chapitres 1 et 3). Ces automates répliquent le fonctionnement des méristèmes en édifiant des axes ramifiés constitués de séries de phytomères. Les âges physiologiques des méristèmes sont soumis à des règles de transitions. Le temps est discrétisé en cycles de développement pour simuler un processus de Bernoulli (chapitre 2). À chaque cycle, un méristème en activité peut mettre en place avec une certaine probabilité, un nouveau phytomère, faire une pause ou avorter. L'aspect stochastique du développement des plantes est ainsi rendu complètement. L'activité des méristèmes est continue chez les herbacées et les arbustes et devient rythmique chez les arbres ce qui augmente la complexité du développement (chapitres 1, 2, 3, 4).

Des opérateurs mathématiques permettent de calculer rapidement les nombres de phytomères fabriqués dans les cohortes mises en place au cours du développement, sans qu'il soit nécessaire de construire par la simulation informatique, la structure topologique issue de l'organogénèse (chapitre 4). On distinguera l'aspect simulation qui créé des plantes aléatoires issues du modèle GreenLab, de l'aspect computation qui donne directement les statistiques (moyennes, variances) du nombre d'organes produits par plante, au cours du développement. La notion de « structure potentielle » (chapitre 3) est un outil particulièrement efficace pour traiter ce deuxième aspect.

L'architecture d'une plante avec ses axes ramifiés, est la matérialisation sous forme de trajectoires, du fonctionnement des méristèmes. Elle contient implicitement la durée du développement, ce qui rend non nécessaire les couteux suivis de croissance. L'estimation des paramètres du développement d'une plante observée (c'est-à-dire du fonctionnement des méristèmes), se fait selon la « méthode des cimes » (chapitres 2 et 11) à partir des mesures faites directement sur l'architecture par sondages ciblés. Ce modèle de développement a été validé sur de nombreuses plantes cultivées telles que le blé, le caféier, le peuplier, l'orme, (chapitres 2, 12, 13).

## La modélisation mathématique du fonctionnement des organes et de la croissance végétale

Le modèle GreenLab reprend les lois agronomiques retenues dans les modèles de culture qui concernent les peuplements végétaux, mais les adapte au niveau de la plante individuelle et se positionne plus particulièrement au niveau du phytomère et de ses organes associés. Il partage bon nombre de notions empruntées aux modèles EcoMeristeme (Luquet, 2006) et Tomsim (Heuvelink, 1999). Quatre points sont à souligner :

– la notion d'âge physiologique permet de classifier les organes en un petit nombre de catégories au sein d'une architecture qui peut être complexe et volumineuse (chapitres 1 et 3) ; ces organes s'alignent en séries organiques, le long des types d'axes produits par les différents âges physiologiques des méristèmes ;

– la notion de pool commun permet de passer de la diffusion de la matière dans la plante, opération très couteuse en simulation

numérique, à l'allocation directe dans les organes par pas de temps selon les « forces de puits » qui caractérisent leurs pouvoirs respectifs de ponction de la matière dans le pool commun (chapitre 5); elle s'adapte même en présence de la croissance secondaire des plantes ligneuses (chapitre 8) ;

– le cycle de croissance pendant lequel est fabriquée et allouée la biomasse aux organes, est identifié en durée, au cycle de développement (chapitre 5). Ceci discrétise la croissance et la synchronise avec le développement. Cette opération permet de définir la « demande » de la plante à chaque cycle. Cette notion centrale à GreenLab est la somme des puits des organes en activité. La notion de « structure potentielle » permet de prendre en compte le comportement stochastique du développement et de l'intégrer dans le calcul de la demande. (chapitres 3 et 6) ;

– l'adaptation des connaissances agronomiques des modèles de culture pour les peuplements végétaux, au modèle GreenLab : les notions d'indice foliaire, d'indice de récolte, d'interception de la lumière (loi de Beer-Lambert), de temps thermique, d'efficience climatique etc… sont adaptées ici à l'individu plante. Pour une plante donnée, la notion de « surface de production » permet de calculer la biomasse produite par la photosynthèse à chaque cycle (chapitre 5) en tenant compte de sa surface foliaire.

Certaines particularités rencontrées chez les plantes herbacées (acropétalie) ou les plantes ligneuses (croissance secondaire) font l'objet de chapitres dédiés (chapitres 7 et 8). Ce modèle de croissance a été validé sur diverses plantes cultivées telles que le maïs, le riz, la tomate, le cotonnier, le teck, l'érable etc. (chapitres 12 et 13).

L'estimation des paramètres de la croissance d'une plante observée (c'est-à-dire du fonctionnement sources-puits des organes), se fait selon la « méthode des séries organiques » (chapitres 5, 6, 11, 12 et 13) mesures faites directement sur l'architecture par sondages sans qu'il soit nécessaire de faire un suivi de croissance, ce qui permet au modèle GreenLab d'être opérationnel.

## Le passage de la plante individuelle au peuplement

Pour passer de la plante au peuplement et à la notion de production végétale, il est nécessaire de prendre en compte deux facteurs supplémentaires :

– la loi de retard à la germination : un champ mono-spécifique est composé de cohortes de plantes légèrement décalées dans leurs germinations. Ces différences provoquent des différences de biomasse par plante qui augmentent exponentiellement entre cohortes, au moins pendant les jeunes stades de croissance. Cette loi se caractérise soit directement par observation, soit par méthode inverse sur les prélèvements en champ (chapitre 13).

– l'hétérogénéité du dispositif de plantation : les aléas du semis, les avortements des graines, provoquent des écarts entre plantes qui modifient l'environnement et l'espace disponible pour la croissance et le développement de chacune d'elles. Cette hétérogénéité est identifiée par la notion de surface de production avec sa moyenne et sa variance, paramètres calculables encore par méthode inverse sur les échantillons de plantes prélevées en champ. (chapitre 13).

Notons que la validation du modèle GreenLab est déjà acquise au premier niveau d'observation qui est celui des modèles de culture. En effet si on regroupe les organes de même nature en compartiments, GreenLab devient un modèle de culture classique comme Stics (Brisson, 1998), Pilote (Mailhol, 1998), etc., avec des performances comparables (chapitre 13). Avec les cohortes et les séries organiques, c'est le fonctionnement des organes individuels qui est en plus modélisé. On gagne un niveau de détail dans l'information sur le fonctionnement, et on récupère sur une seule architecture de plante, l'historique de sa croissance.

## La visualisation des plantes et des peuplements végétaux

Si la visualisation des plantes computationnelles dans GreenLab n'est pas l'objectif principal, la simulation de l'architecture d'une plante cultivée dont les paramètres ont été ajustés dans une plantation offre une matérialisation incomparable du résultat du fonctionnement écophysiologique. L'image de synthèse est comme une récompense pour le modélisateur. Les plantes computationnelles ont bénéficié du savoir-faire des plantes virtuelles dans les domaines de la construction géométrique 3D

et du rendu visuel. Les modèles Amap et GreenLab ont utilisé les travaux pionniers développés à l'Université Louis Pasteur de Strasbourg sous la direction de l'informaticien Jean Françon.

On trouvera dans cet ouvrage un modèle mathématique de plante computationnelle dont le formalisme a de nombreux atouts Il s'est confronté avec la réalité des plantes cultivées, tout en s'efforçant de remplir les quatre conditions que doit remplir un modèle de la physique pour être utilisable pratiquement :

– l'identification des paramètres du système et la mise en équation du modèle mathématique ;
– l'étude du comportement du modèle et sa simulation numérique ;
– l'estimation des paramètres (assimilation des données et méthodes inverses) ;
– la validation du modèle sur les plantes cultivées et ses applications (en sélection végétale, optimisation et contrôle des itinéraires culturaux).

L'approche des chapitres (1 à 8 et 12 à 13) est avant tout descriptive. Les paramètres du fonctionnement sources-puits s'identifient et s'estiment numériquement sur les données dans le cadre des processus stochastiques et des lois agronomiques sur la température et l'efficience climatique (chapitre 11). L'importance du rapport offre/demande dans la mise en place de l'architecture est mis en évidence. En faisant dépendre de ce rapport les paramètres du développement et de la croissance (chapitres 9 et 14), on retrouve de façon naturelle les grands traits des observations sur la morphogenèse des plantes.

Les logiciels de simulation Amap, AmapSim, AmapHydro, Visualplant, Cornerfit, GreenScilab, Digiplante, QinYuan, et finalement Gloups qui illustrent l'ouvrage sont autant de jalons dans les progrès réalisés dans la compréhension de la croissance et de l'architecture de plantes par les différentes équipes qui ont développé les modèles Amap et GreenLab. La modélisation et la simulation de l'architecture des plantes, outre leurs affinités soulignées avec la biologie intégrative, s'inscrivent dans le contexte plus large des systèmes complexes liés aux sciences de l'environnement. On doit à Franck Varenne, historien des sciences et spécialiste de l'histoire de la simulation informatique, d'avoir discuté de la

place de cette thématique avec ses particularités dans ses livres (Varenne, 2007 ; Varenne, 2013). Il était le mieux placé pour préfacer cet ouvrage.

# Partie 1

## Modélisation du développement de l’architecture des plantes

# Chapitre 1

# Notions botaniques sur l'organisation des structures végétales

SYLVIE SABATIER, DANIEL BARTHÉLÉMY, PHILIPPE DE REFFYE

Yves Caraglio et Claude Edelin ont également contribué à ce chapitre.

Le premier chapitre de cet ouvrage a pour but de fournir une connaissance des éléments botaniques (et de leurs combinaisons) impliqués dans une architecture végétale et les règles pour simuler et mathématiser le développement végétal (notions botaniques utilisées dans le modèle Amap, puis son successeur, le modèle GreenLab). Les illustrations proviennent du logiciel de simulation de plantes Gloups.

L'entité botanique élémentaire de la structure végétale est le phytomère, constitué de l'entrenœud et du nœud, qui porte les organes feuilles, fleurs et les bourgeons axillaires. La production des phytomères est assurée par un organe : le méristème terminal, organe qui met en place des phytomères successifs qui, allongés, donneront un axe végétatif. Un méristème possède trois âges différents :

– l'âge chronologique qui se réfère à la durée du fonctionnement du méristème depuis sa création ;
– l'âge ontogénique qui se réfère à l'âge de la plante et son influence sur le fonctionnement du méristème ;
– et l'âge physiologique qui se réfère au degré de différenciation des phytomères produits par le méristème. Cette notion est essentielle pour détailler le développement d'une plante.

L'architecture d'une plante est une organisation remarquable dont le programme de développement est génétiquement déterminé. Son expression est modulée par l'environnement. Elle résulte d'un double mécanisme : le développement et la croissance.

Le terme « développement » désigne la cinétique de mise en place par les méristèmes des axes végétatifs et leur positionnement dans la plante qui édifient le squelette de l'architecture. L'organogénèse est à l'origine du développement.

Le terme « croissance » désigne la dynamique de la production de biomasse par les organes sources (les feuilles) et sa répartition dans les organes puits (feuilles, entrenœuds, fruits, etc.), dont ils assurent l'expansion. On parle de « relations sources-puits ». La photosynthèse est à l'origine de la croissance.

Une structure végétale a deux aspects :

– le terme « structure topologique » désigne l'organisation de l'ensemble des entités botaniques d'une plante avec leurs liens, sans référence au fonctionnement ou à la géométrie de la plante. On peut en faire une représentation planaire. La structure contient en plus une information cachée, liée au temps de construction ;

– le terme « structure géométrique » désigne la représentation 3D de la plante, autrement dit de son architecture, ce qui suppose de mettre en œuvre des opérateurs géométriques qui positionnent correctement les organes. Ces opérateurs prennent en compte les dimensions des organes, les angles (phyllotaxie, branchement, etc.).

L'analyse architecturale (Barthélémy, Caraglio, 2007) fournit des concepts pour analyser, simplifier, modéliser le développement d'une plante au cours de sa vie. Elle a été développée et appliquée à de nombreuses espèces.

## ⏩ Entités botaniques d'une structure végétale

Au sein d'une espèce végétale, une grande variabilité de forme est observée en fonction de l'âge et des ressources environnementales.

Une structure végétale est vue comme un empilement d'entités botaniques avec différents niveaux d'organisation et le passage entre les niveaux se fait par répétition (Barthélémy, 1991). Dans sa nature topologique, elle affiche le système ramifié et les relations entre chaque entité botanique, sans souci de géométrie, un peu comme un plan de métro qui affiche le réseau de

lignes et de stations sans conserver les distances. On la représente sous une forme planaire avec des dimensions d’organes standardisées.

## Notions de méristème, de phytomère et d’organe

Le méristème apical d’un axe, lieu de la division cellulaire, produit, dans un premier temps, des séries de phytomères embryonnaires qui sont les entités botaniques de base. Dans un deuxième temps, ces phytomères subissent une expansion. On aboutit par empilement en série à la formation d’un axe végétatif. La phase embryonnaire n’est pas directement visible car le méristème apical est le plus souvent protégé par des feuilles écailleuses suivies de feuilles embryonnaires. Cette entité, appelée bourgeon écailleux, est absente chez les herbacées ; elle est présente chez les arbres tempérés de l’hémisphère nord pendant la période hivernale (par exemple le frêne, le marronnier, etc.). En zone tropicale, il existe aussi des arbres possédant des bourgeons écailleux mais d’autres espèces portent des bourgeons « nus » où le méristème est protégé uniquement par des feuilles embryonnaires. Bien d’autres systèmes de protection du méristème existent, par les stipules (bourgeon écailleux du peuplier ou celui du caféier par exemple) ou bien par des sécrétions. Au moment du débourrement du bourgeon, on assiste au déploiement rapide de nouvelles pousses par allongement des organes. Les phytomères, comme on l’a écrit précédemment, sont constitués d’une portion d’axe appelée entrenœud, à son extrémité, d’un nœud qui porte une ou des feuilles, avec leurs méristèmes axillaires. Ces méristèmes axillaires donnent naissance à des branches, à des fleurs ou à des inflorescences, à des épines, à des vrilles, etc. (figure 1.1a). Le nombre de feuilles par phytomère est généralement stable et spécifique. Par exemple, le peuplier porte une feuille/nœud, l’érable deux feuilles/nœud, le catalpa trois feuilles/nœud etc. Les feuilles sont disposées en spirale le long des axes (la phyllotaxie). Plus rarement, cette disposition des feuilles varie selon la vigueur de l’axe ou au cours de l’ontogénie.

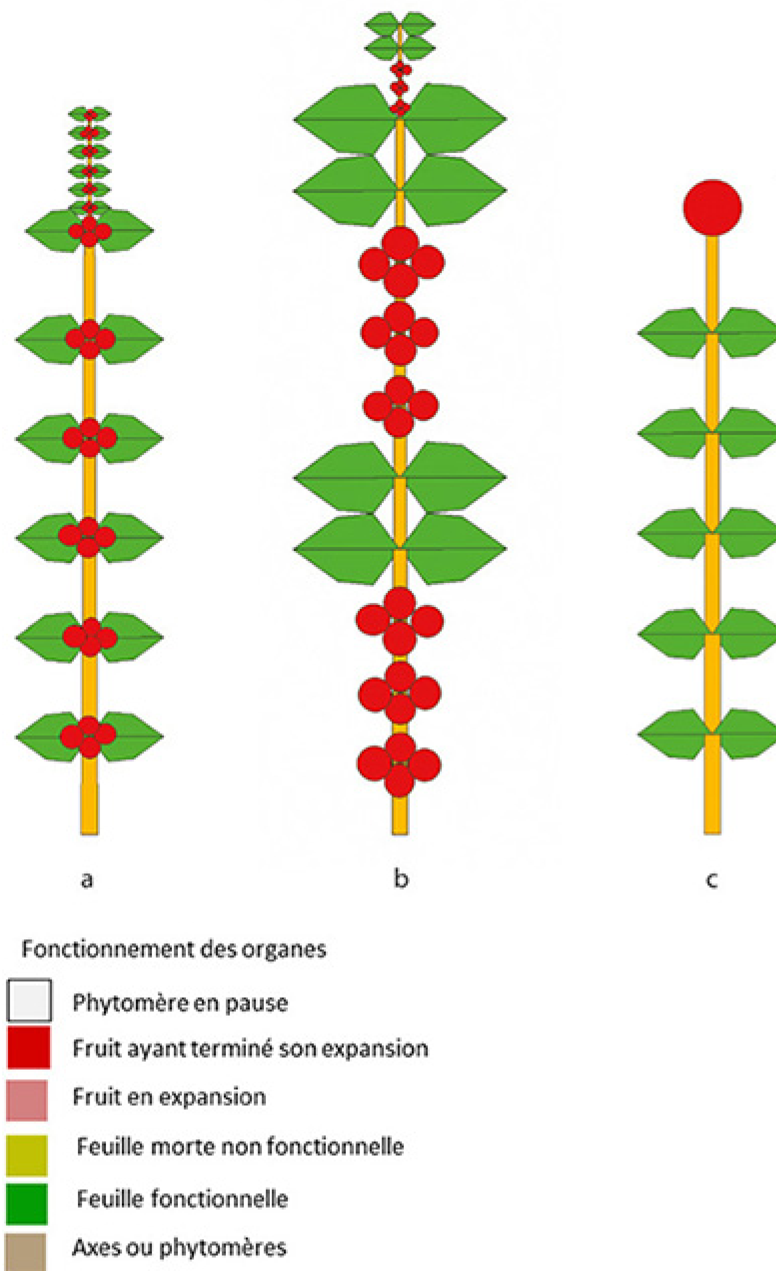



**Figure 1.1**. Représentation botanique de 3 types d'axes végétatifs.

**a** : axe à croissance indéfinie et continue qui porte des phytomères constitués d'un entrenœud, deux feuilles et quatre fruits et qui se termine par les ébauches des phytomères (en attente d'allongement) issues du fonctionnement du méristème terminal. **b** : axe à croissance indéfinie et rythmique dont le méristème apical produit des unités de croissance qui contiennent des alternances de deux types de phytomères différents portant deux feuilles ou quatre fruits. **c** : axe à croissance définie et continue avec une transformation du méristème apical en fleur.

Selon sa position dans l’architecture de l’arbre, le phytomère possède des caractéristiques botaniquement établies, stables et spécifiques à l’espèce considérée. À lui seul, il représente le premier niveau de factorisation de la production d’organes dans une plante, méthode utilisée pour la simulation. Connaître le nombre de phytomères du développement, c’est aussi connaître le nombre d’organes produits par les méristèmes.

## Notions d’unité de croissance et d’axe végétatif

Pendant son fonctionnement le méristème émet des phytomères un par un ce qui donne un aspect continu à la structure des tiges ou par paquet (chez les arbres majoritairement) ce qui donne un aspect rythmique. Ce dernier cas se traduit par la mise en place d’une « unité de croissance » qui correspond à la portion de tige produite au cours d’une phase d’allongement ininterrompue (Hallé, Martin, 1968). L’axe possède alors deux niveaux d’organisation emboités : le phytomère et l’unité de croissance (figure 1.1b).

Le résultat de l’activité du méristème apical est soit un axe composé de phytomères si le développement est continu, soit un axe constitué d’unités de croissance, elles-mêmes se décomposant en phytomères si le développement est rythmique (figure 1.1a et b). Dans ce cas, l’échelle de l’axe est double. Selon l’espèce, le méristème apical a soit un fonctionnement indéfini, c’est-à-dire la possibilité de former des phytomères durant toute la vie de la plante, soit un fonctionnement défini et le méristème au bout d’une durée avorte ou se transforme en inflorescence, épine, vrille, etc. Les arbres comme le cecropia ou l’eucalyptus ont un développement continu et indéfini, ceux comme le merisier ou le peuplier ont un développement rythmique et indéfini. On parle alors de développement monopodial pour caractériser ces structures ramifiées. La mortalité des méristèmes quand elle existe est accidentelle.

Lorsque le développement est défini, la mortalité ou la transformation en inflorescence des méristèmes est programmée. Le module correspond à la portion d’axe mise en place jusqu’à la floraison terminale par exemple (figure 1.1c). Chez de nombreuses espèces, le méristème terminal avorte systématiquement après la mise en place de la nouvelle pousse. Des méristèmes axillaires sub-terminaux prennent le relais. Les axes sont alors

constitués d’une succession de modules (c’est le cas pour l’orme, le platane, le bouleau, l’abricotier, le frangipanier, etc.). On parle alors de développement sympodial. Certaines espèces d’arbres ont d’abord une structure monopodiale dans la phase de jeunesse, puis sympodiale dans la phase de maturité avec l’apparition d’une floraison terminale sur les axes, ce qui engendre des modules à ramification sympodiale (marronnier, noyer, manguier, érable, etc.).

## Système ramifié, ordre de ramification et différenciation morphologique des axes

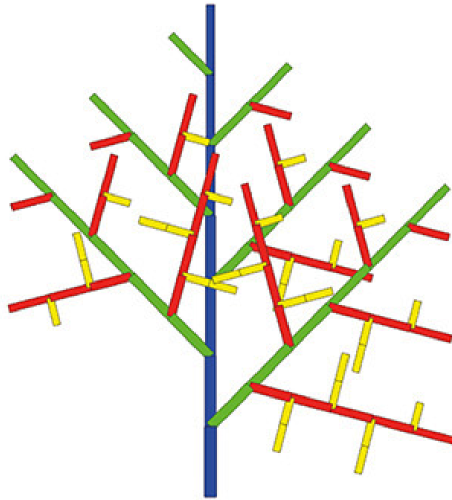
Bien que l’architecture de quelques espèces vasculaires (la plupart des palmiers, le papayer…) soit monocaule (réduite à un seul axe au cours de leur vie), un grand nombre d’espèces montre une architecture qui se complexifie grâce au processus de ramification. Généralement, la ramification est issue de méristèmes axillaires (latéraux), rarement par duplication du méristème apical (palmier doum). Les rameaux se développent en même temps que l’axe porteur (ramification immédiate) ou bien quelques semaines à un an plus tard (ramification différée des arbres tempérés, comme le merisier). Sur des arbres âgés ou traumatisés, la ramification peut être différée de plusieurs années suite à la mortalité des axes.

Chaque axe du système ramifié est caractérisé par son ordre de ramification, simple succession spatiale des axes les uns par rapport aux autres. L’ordre 1 est la tige issue de la germination, l’ordre 2 l’axe porté, l’axe d’ordre 3 est l’axe porté par l’ordre 2 et ainsi de suite (figure 1.2a).

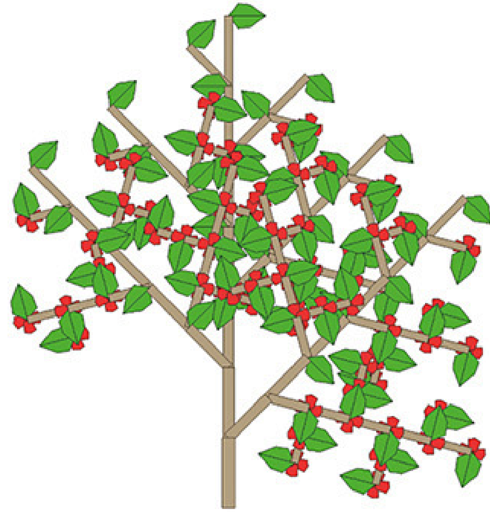
Au sein du système ramifié, les axes se différencient également par leur fonction : certains ont une fonction d’exploration de l’espace, d’autres une fonction d’exploitation via la photosynthèse, ou enfin une fonction de reproduction. Pour des arbres fruitiers comme les cerisiers, les abricotiers, on distingue des axes courts avec des entrenœuds réduits, peu nombreux et non ramifiés, abondamment florifères à faible durée de vie et des axes longs à longue durée de vie, avec des entrenœuds longs, qui contribuent à l’essentiel du développement végétatif de l’architecture. Le premier type d’axe court est dit d’exploitation, il assure l’essentiel de la photosynthèse et de la fructification et le deuxième type d’axe long est dit d’exploration car il

établit l’architecture de l’arbre dans son environnement spatial au travers notamment du processus de ramification (figure 1.2b).

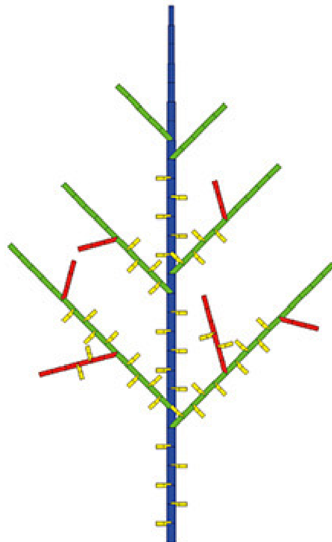
Cette différenciation est une caractéristique endogène des axes. Le caféier montre des axes verticaux ou orthotropes (les tiges) qui explorent le milieu et des axes horizontaux ou plagiotropes (les branches) qui portent la sexualité. Si l’on bouture une branche, celle-ci ne redonnera jamais un axe orthotrope et produira une architecture rampante plagiotrope. Seules les boutures prélevées sur les tiges redonneront un axe vertical.



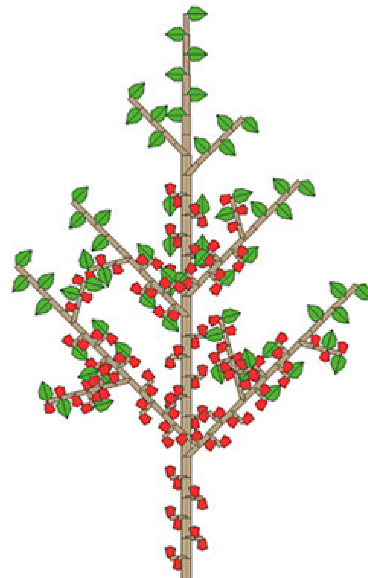
**a :** structure continue et monopodiale



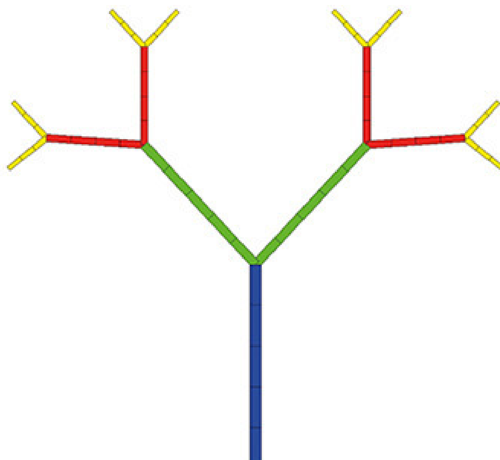
**b :** représentation botanique

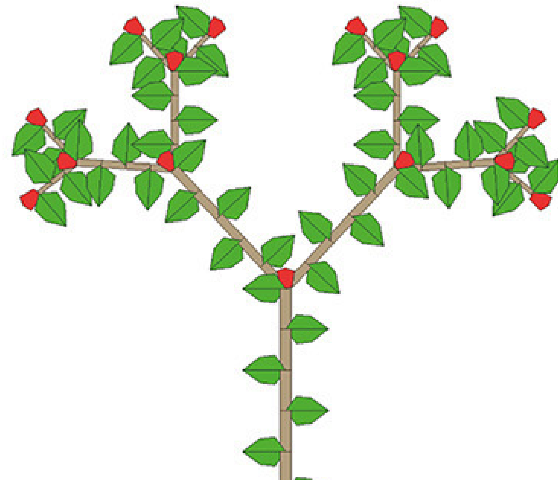


**c :** structure rythmique et monopodiale



**d :** représentation botanique





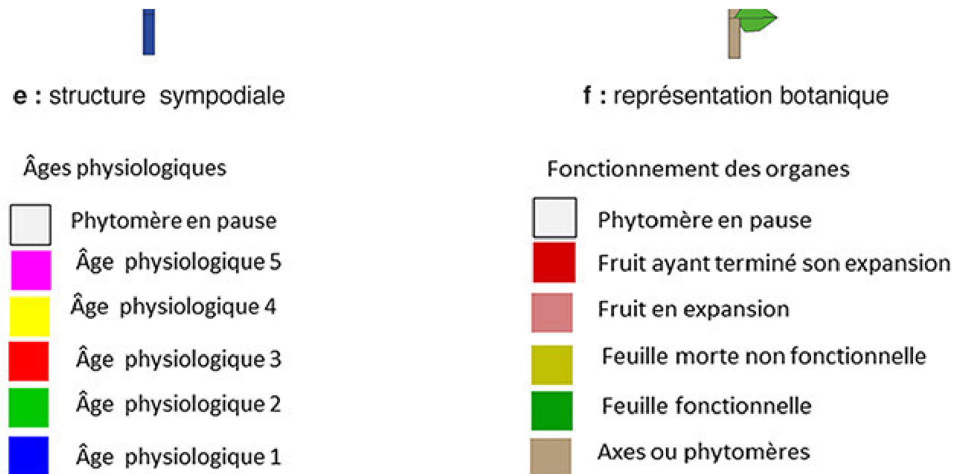



**Figure 1.2.** Exemples de structures végétales.

**a** et **b** : structure topologique et représentation botanique d'une structure à développement continu et monopodial. Il y a 4 catégories d'axes composés de phytomères : le tronc, les branches principales, les rameaux longs et les rameaux courts, ces derniers ont un développement limité et portent des fruits. Ici, il y a concordance entre l'ordre de ramification et la catégorie d'axes. **c** et **d** : structure topologique et représentation botanique d'une structure à développement rythmique et monopodial. Les axes sont constitués d'unités de croissance (UC) elles-mêmes composées de phytomères. Chaque UC du tronc porte 2 branches et 5 rameaux courts; chaque UC des branches portent un rameau long et 4 rameaux courts ; chaque UC du rameau long porte un rameau court. Il n'y a pas concordance entre les ordres de ramification et les catégories d'axes. Les rameaux courts ont un développement limité et portent des fruits. Les phytomères portent des rameaux dont la vigueur décroit du sommet vers la base de l'UC porteuse. Ce gradient morphogénétique correspond à « l'acrotonie ». **e** et **f** : structure topologique et représentation botanique d'une structure à développement sympodial. Les axes à croissance définie se terminent par une fleur. Après chaque floraison, deux axes relais sont produits.

## Unité architecturale et catégories d'axes

Les premières étapes de développement d'un arbre donnent naissance à un système fortement hiérarchisé autour d'un axe vertical. Pour chaque espèce, une architecture élémentaire est définie et appelée « unité architecturale » (UA) qui se compose d'un nombre fini de catégories d'axes (Barthélémy, Caraglio, 2007). Chaque catégorie regroupe des axes avec des propriétés morphologiques, anatomiques et fonctionnelles similaires (figures 1.2a et 1.2b), définissant ainsi un âge physiologique donné.

Le nombre de catégories d'axes dans une architecture est relativement petit et généralement inférieur ou égal à 5. Chaque catégorie d'axe correspond à

un degré de différenciation du méristème édificateur. Une structure végétale complexe se décompose finalement en un petit nombre de catégories d'axes qui s'empilent selon des règles botaniques. Le rassemblement des phytomères en catégories d'axes ramifiés permet donc encore une importante factorisation qui fait apparaître des sous-structures se répétant de nombreuses fois dans la structure principale. Connaître leur nombre permet d'estimer la production du nombre de phytomères par les méristèmes qualitativement et quantitativement. Le peuplier, par exemple, montre cinq catégories d'axes :

– le tronc à développement indéterminé ;
– les branches portées par le tronc ont une durée de vie moyenne de 15 ans dans une plantation dense ;
– les rameaux présents sur le tronc et les branches. Leur durée de vie moyenne est de 8 ans ;
– les ramilles d'une durée de vie moyenne de quatre ans ;
– les rameaux courts peuvent apparaître sur tous les catégories d'axes d'âge physiologique inférieur. Ils ont des durées de vie moyennes de deux ans.

## Réitération

Au cours du développement ultérieur de l'arbre, l'architecture se complexifie par une duplication des structures existantes. Ce phénomène de répétition d'une partie ou de la totalité de l'unité architecturale, nommée réitération (Oldeman, 1974), permet l'édification des branches maitresses et de la cime de l'arbre adulte (Hallé *et al.*, 1978).

La réitération correspond au fait que le méristème apical et le méristème axillaire sont à la même étape de différentiation et ainsi édifient des structures similaires (figure 1.3). La réitération peut affecter localement toutes les structures ramifiées et chose remarquable, elle n'augmente pas, par définition le nombre de catégories d'axes.

Les structures réitérées constituent le plus haut niveau de factorisation de l'architecture végétale, elles constituent la base de l'établissement des équations de la production des phytomères par les méristèmes. Ces structures théoriques permettent de modéliser le développement de la plante d'une façon très efficace.

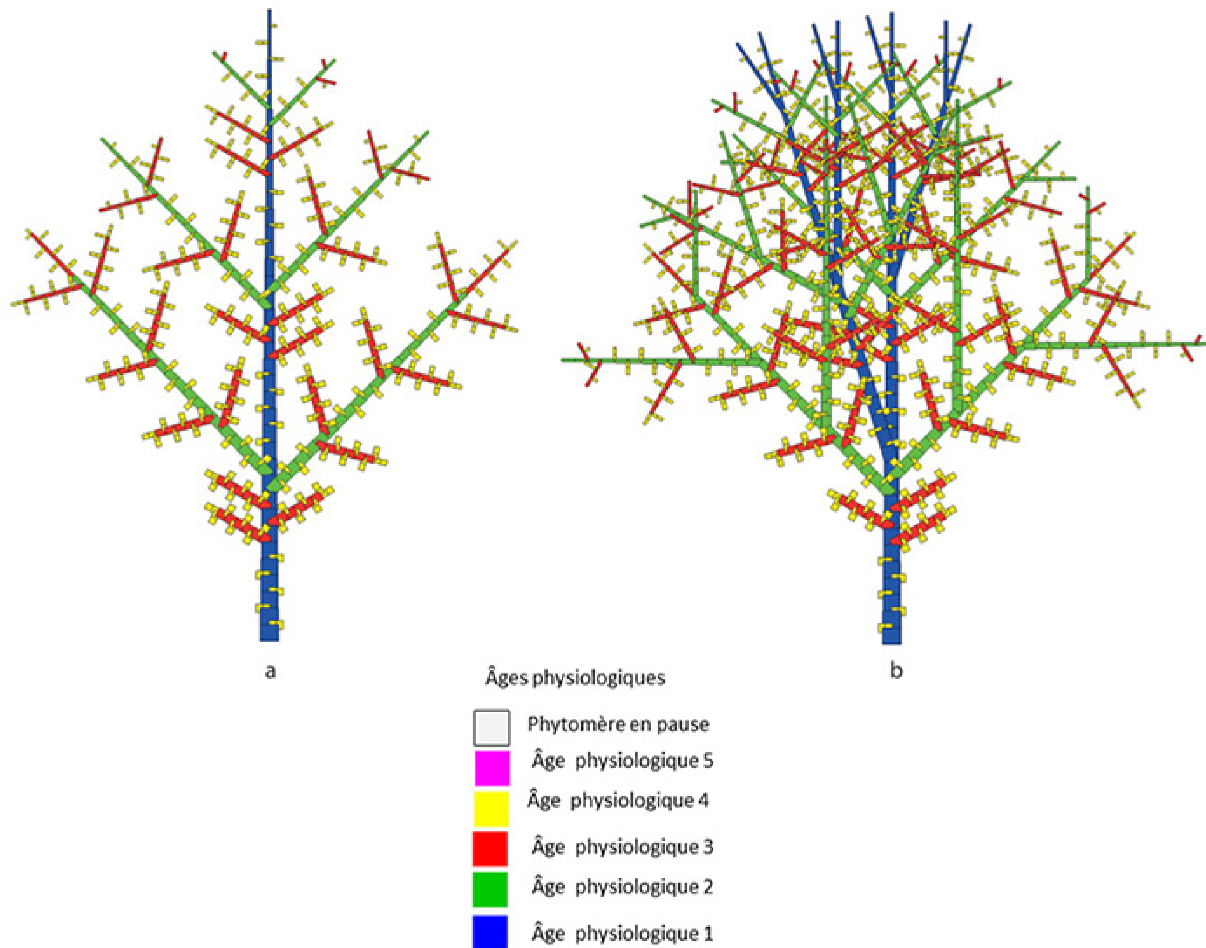



**Figure 1.3.** Simulation de la structure topologique d'un arbre avec ses réitérations.

L'unité architecturale dont le développement est rythmique est composée de 4 catégories d'axes avec une ramification de type acrotonie. **a** : représentation de l'unité architecturale avec les quatre catégories d'axes. **b** : le complexe réitéré est constitué de répétitions de l'unité architecturale. La réitération s'effectue sur le tronc jusqu'à l'ordre 3 de ramification (réitération totale) et sur les branches jusqu'à l'ordre 2 (réitération partielle). L'ensemble est nommé « complexe réitéré ».

## Séquence du développement des arbres

L'analyse architecturale permet de découper en étapes le développement et d'établir une séquence précise et ordonnée d'événements morphologiques jalonnant la vie de l'arbre (Barthélémy, Caraglio, 2007). À partir de la germination, le jeune arbre édifie un tronc qui se ramifie plus ou moins rapidement selon les espèces et selon l'environnement proche. Lorsque l'arbre grandit, les pousses du tronc s'accroissent et les branches sont de

plus en plus ramifiées. L’architecture de l’arbre se complexifie et une spécialisation s’observe entre les différents axes de l’arbre. L’arbre exprime son « unité architecturale » (UA), sa structure est fortement hiérarchisée autour du tronc unique. Le contour du houppier est souvent pyramidal. Le développement ultérieur se poursuit chez certaines espèces comme *l’Araucaria araucana* (Grosfeld *et al*., 1999 ) en restant conforme à l’UA et conserve un tronc unique jusqu’à sa mort. Le plus souvent, la mise en place de la cime chez l’arbre adulte correspond à un enrichissement du système ramifié par la réitération totale et immédiate du tronc et des branches. Ce stade est identifiable par la structure de ses branches maitresses, montrant des réitérations immédiates (fourches) successives latérales. Le contour du houppier est régulier et compact. Il s’arrondit en cime. Au stade ultérieur, l’arbre mature correspond à une réduction des pousses annuelles et à une diminution des capacités de ramification avec une forte expression de la sexualité. La cime est constituée d’une succession de fourches de plus en plus rapprochées les unes des autres au cours du temps. Le contour du houppier devient irrégulier et fragmenté en une multitude de petites cimes. L’arbre a atteint sa hauteur maximale. Pendant le développement suivant, la cime tend à se disloquer suite à une mortalité progressive des branches. L’arbre est sénescent.

À chaque stade étape du développement, les méristèmes édificateurs engendrent des unités de croissance de structure différente ce qui se traduit par une modification des paramètres de développement dans le modèle. Une simulation informatique du développement de l’architecture doit prendre en compte de l’évolution du fonctionnement des méristèmes.

## Âge physiologique des méristèmes et gradients morphogénétiques

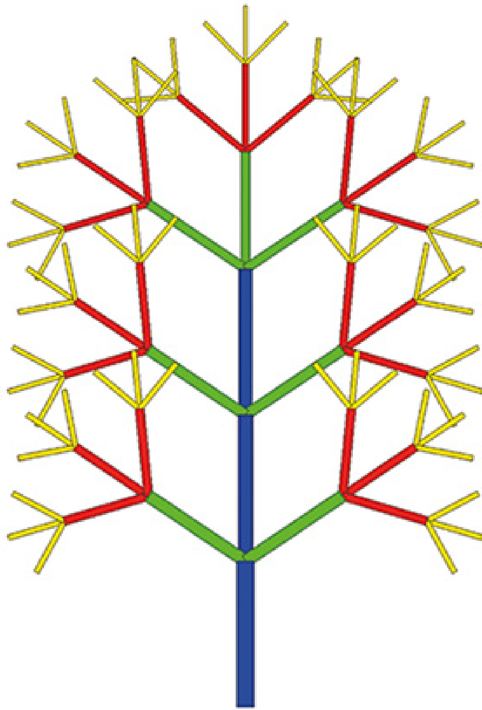
Pour certaines plantes à développement continu comme les herbacées à floraison terminale, les phytomères changent progressivement de morphologie de la base au sommet des axes. Le long de la tige, les entrenœuds s’allongent, les feuilles changent de forme pour ressembler à des sépales qui, à leur tour, se métamorphosent en pétales, générant finalement une fleur. Cette métamorphose végétale a été décrite la première

fois par l’écrivain Goethe (1790), passionné de botanique et initiateur de la morphologie des plantes en tant que discipline.

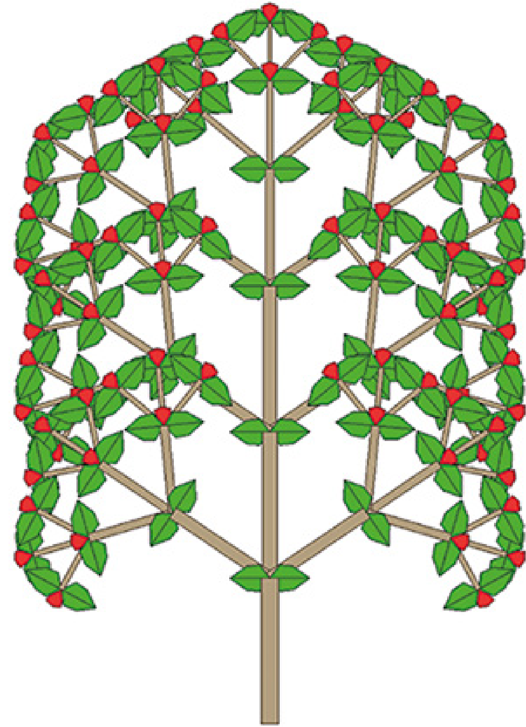
Au cours de sa vie, le développement d’un végétal est caractérisé par un changement continu du fonctionnement des méristèmes induisant une modification progressive de l’architecture. Chez les arbres, l’analyse architecturale de nombreuses espèces a révélé que les axes qui constituent l’architecture d’un individu correspondent à une succession d’entités dont les caractéristiques évoluent progressivement le long de l’axe. Ce phénomène est particulièrement visible chez les arbres fruitiers (pommier, cerisiers, etc.). Ces modifications morphologiques des entités traduisent une différenciation des méristèmes qui leur ont donné naissance, on parle de l’« âge physiologique du méristème » (Rivals, 1965 ; De Reffye *et al.*, 1991). Plus généralement, l’ensemble des valeurs des caractéristiques biologiques d’une entité élémentaire (phytomère, unité de croissance, …, axe), au moment de sa formation, permet de définir l’âge physiologique du méristème qui l’a édifiée. Ainsi les axes courts des arbres fruitiers sont caractéristiques d’un état « physiologiquement âgé » avec des unités de croissance courtes, florifères et une courte durée de vie. À l’opposé, des fourches (ou réitérations) des troncs caractérisent des productions vigoureuses, physiologiquement jeunes et pérennes.

Cette différenciation progressive se fait selon plusieurs « gradients morphogénétiques » (Barthélémy *et al.*, 1997). Souvent les branches les plus vigoureuses à longue durée de vie, se situent à proximité du sommet de l’unité de croissance. Au-dessous, sur une longueur plus ou moins étendue, une série de rameaux dont la durée de vie se limite à quelques années est observée. Ce gradient morphogénétique appelé « acrotonie » est observé sur de nombreuses essences forestières et fruitières (érable, peuplier, orme, cerisier, abricotier, etc.). Ce phénomène est simulé par une hiérarchisation des catégories d’axes ramifiés le long de l’UC (figures 1.2c et 1.3a).

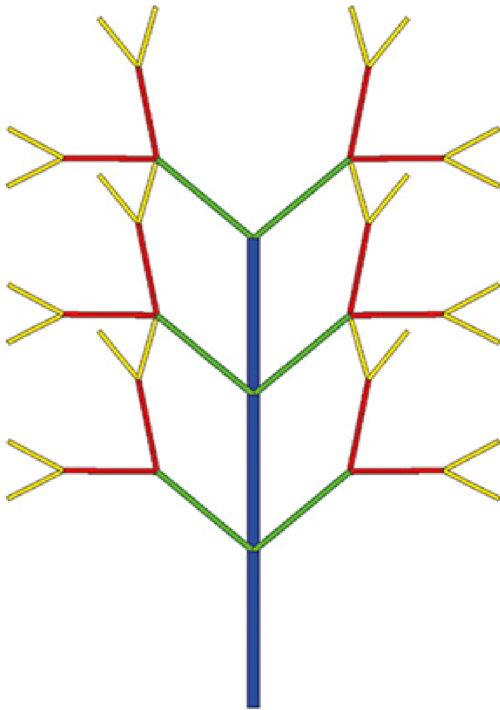
Le vieillissement du méristème édificateur d’un axe entraine une diminution du nombre de phytomères produits par unité de croissance. Ce gradient appelé « dérive » est représenté par des transitions successives en âge physiologique du méristème (figure 1.4). Le long des axes des herbacées des phénomènes comparables sont observés mais sur une période beaucoup plus courte et concernent les caractéristiques (i.e. forme et dimension) des phytomères successifs.



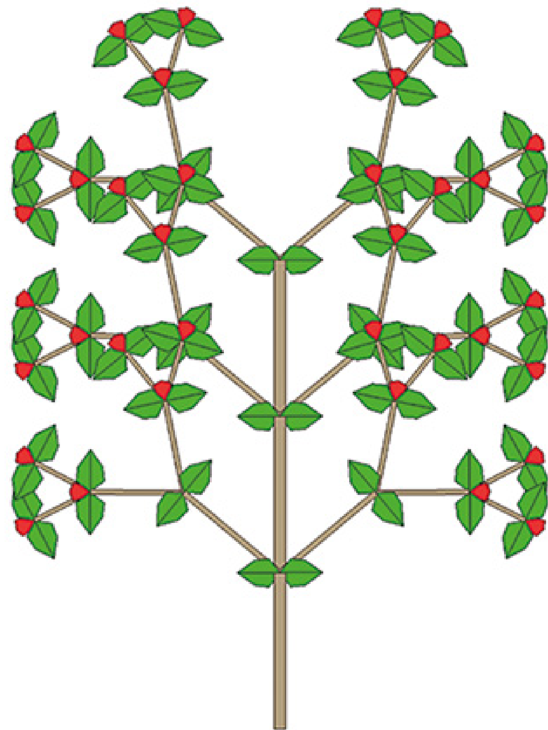
a : structure topologique monopodiale



b : structure botanique



c : structure topologique monopodiale/sympodiale



d : structure botanique

Âges physiologiques

Fonctionnement des organes




**Figure 1.4.** Structures à développement monopodial et sympodial.

**a** et **b** : structure à développement monopodial avec vieillissement des méristèmes qui subissent des transitions d'âge physiologique. **c** et **d** : structure avec une phase monopodiale sur le tronc qui porte des axes sympodiaux avec vieillissement des méristèmes. Les axes végétatifs sont composites via la transition du méristème en âge physiologique supérieur. Lorsque le méristème a atteint par transition successives l'âge physiologique ultime, il meurt et le développement de l'axe est terminé.

La réitération immédiate, autre phénomène morphogénétique, est le processus permettant de construire la cime d'un arbre. Les branches deviennent alors des structures ramifiées dont les méristèmes changent d'âge physiologique soit par transition, soit par ramification. Après un certain nombre de réitérations successives, les unités de croissance (UC) mises en place ont la même organisation et les mêmes caractéristiques, la cime de l'arbre devient homogène avec des méristèmes édificateurs de même âge physiologique ultime (chapitre 3).

Chez les herbacées annuelles, la durée du développement est courte, de quelques mois. Après un développement initial purement végétatif, la floraison apparait simultanément au sommet des axes. On observe ainsi que la tige et les rameaux synchronisent leur transformation et les floraisons se produisent en même temps (figure 1.5). Au départ les rameaux axillaires ont un développement indépendant, mais lorsque le méristème apical de l'axe principal se transforme en fleur, il déclenche automatiquement la floraison de tous les méristèmes axillaires sous-jacents. Les méristèmes axillaires ont donc une information sur l'état physiologique du méristème principal. On peut parler d'un âge ontogénique, qui comme son nom l'indique est une information qui se propage de la base de la plante jusqu'à la floraison terminale.

L'ultime étape est la mortalité de l'axe. La mort d'un méristème est considérée comme la transition ultime en âge physiologique dans le modèle

de développement.

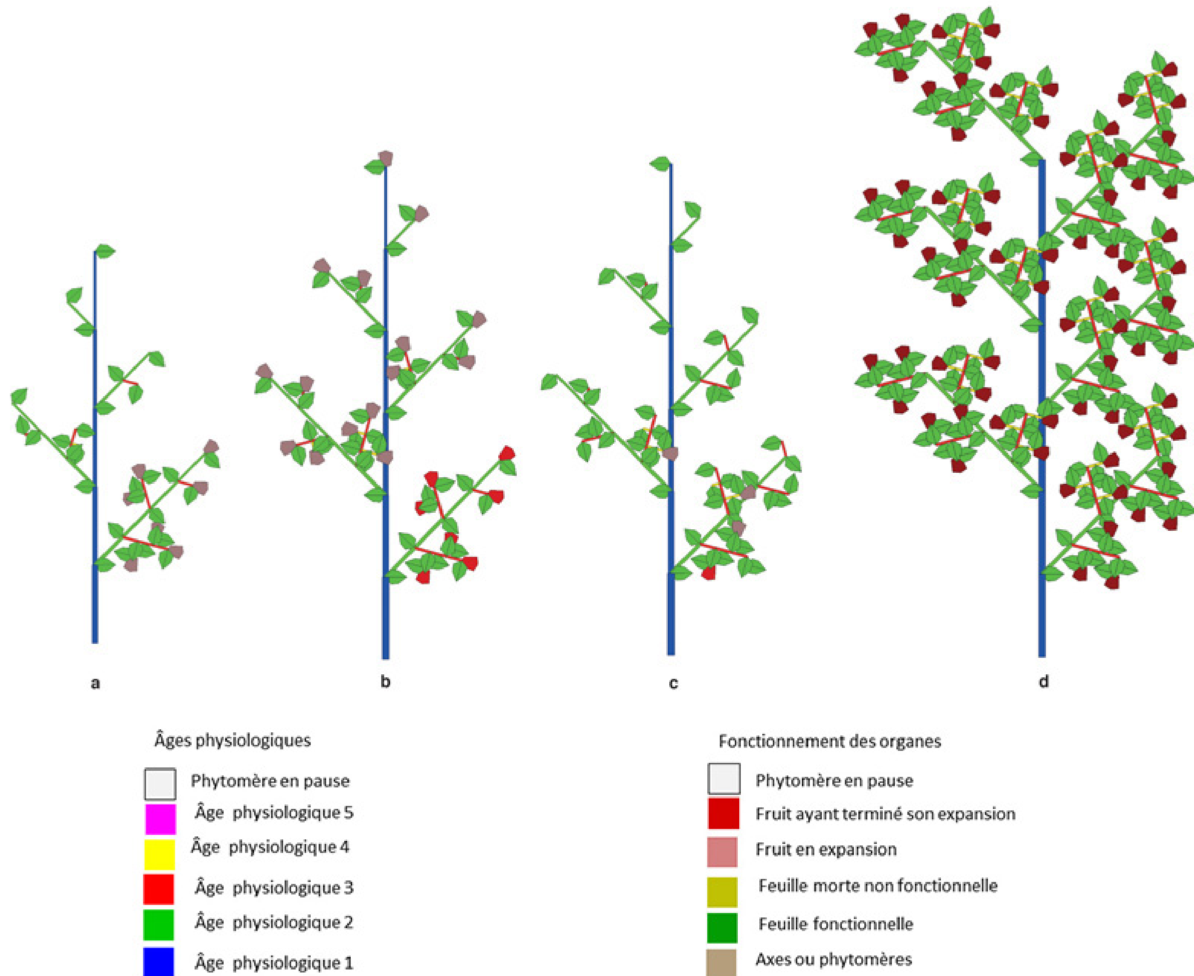



**Figure 1.5.** Représentation du développement sous contrôle d'un âge ontogénique : plante (**a** et **b**) ou sans plante (**c** et **d**).

La structure végétale simulée possède quatre âges physiologiques. Les axes ont un développement défini : 6 CD pour l'âge physiologique 1, 4 CD pour l'âge physiologique 2, 3 CD pour l'âge physiologique 3, 2 CD pour l'âge physiologique 4. **a** et **b** : le premier rameau a terminé son développement au 5 CD et tous ses méristèmes fleurissent simultanément, les autres méristèmes de la plante continuent leur fonctionnement. À l'âge 6 CD, la floraison terminale de la tige force la floraison terminale de tous les axes en développement, et le développement de la plante est achevé. La floraison est synchrone. Ce cas est typique chez les herbacées. **c** et **d** : les axes fleurissent sous la dépendance de leur âge physiologique et de leur stade de développement. Le développement de la plante s'arrête au 13 CD. La floraison est asynchrone. L'extension des rameaux n'est pas bloquée par la floraison de l'axe porteur. La représentation c montre la plante au 6 CD. À ce stade, seuls les premiers axes courts apparus et qui ont achevé leur développement ont fleuri. Au 13 CD tous les axes ont fleuri, le développement de la plante est achevé.

## Âge physiologique, axe de référence et organisation de la structure végétale

L'observation de la constitution des axes végétatifs, sur de longues périodes montre que les méristèmes peuvent changer, dans certains cas, d'âges physiologiques par des transitions successives. Alors, le tronc après plusieurs dizaines d'années de fonctionnement se transforme progressivement en branche, laquelle évolue en quelques années en rameaux de plus en plus courts. Ce phénomène est particulièrement visible chez les conifères, comme les cèdres, les pins dont le sommet s'incurve pour former une « table » qui n'est autre qu'une métamorphose terminale du tronc en branche.

L'ordonnancement axial par ordre croissant de tous les âges physiologiques possibles des méristèmes avec leur répétition constitue un axe théorique regroupant en une série unique les étapes de transition, à partir desquelles une plante est reconstruite. Cet axe théorique appelé « axe de référence » a été mis au point pour la première fois sur l'orme du Japon dont le développement a été étudié précisément sur des individus âgés de un à cent ans (chapitre 3 ; De Reffye *et al*., 1991) et sur le pin d'Alep (Caraglio *et al*. 2007).

Un méristème à sa création naît avec un âge physiologique qui est déterminé botaniquement selon sa position dans la structure de la plante. Si la tige possède à sa naissance l'âge physiologique 1 par définition, la règle est qu'un méristème axillaire possède un âge physiologique plus vieux ou égal (cas de la réitération) que celui du méristème apical. Tous les méristèmes de même âge physiologique produisent des axes identiques et donc, par ramification, des sous-structures identiques. Un grand nombre de copies de structures d'âge physiologique donné à divers stades de développement sont ainsi présentes dans un arbre. Leur répétition permet la factorisation du développement.

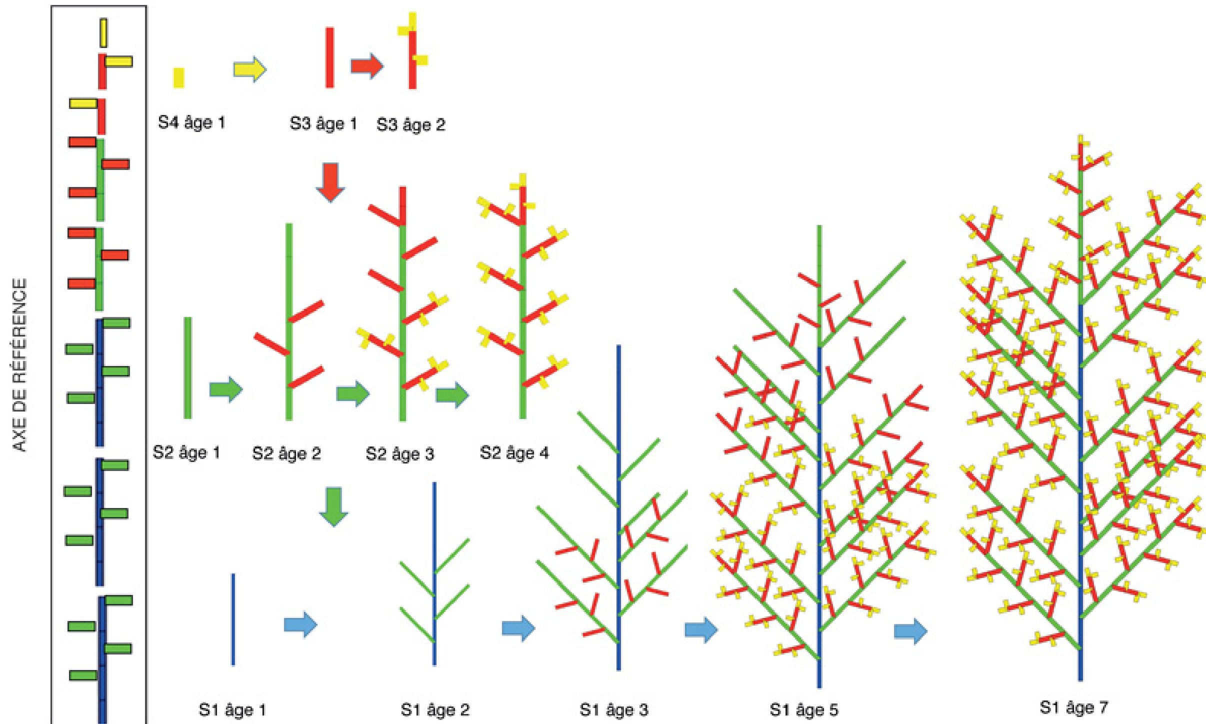



**Figure 1.6.** Factorisation d'une structure végétale en sous-structures, sous la dépendance d'un axe de référence qui contrôle l'évolution des âges physiologiques des méristèmes, avec des transitions soit par continuation, soit par ramification.

Une sous-structure est caractérisée par un axe principal qui possède un âge physiologique et un âge chronologique, sur lequel se ramifient des sous-structures qui sont plus âgées physiologiquement et dont l'âge chronologique croit du sommet vers la base de l'axe principal. On constitue des collections de sous-structures *S*4, *S*3, *S*2, *S*1, en développement pour les 4 âges physiologiques en commençant par le plus vieux et on descend jusqu'à l'âge 1, qui est la structure végétale complète. Quand, par transition, l'âge physiologique du méristème devient maximum (4), après avoir parcouru l'axe de référence, le développement s'arrête.

Les sous-structures s'emboîtent les unes dans les autres, en commençant des plus vieilles physiologiquement jusqu'aux plus jeunes (figure 1.6). Ainsi, la plante peut être factorisée en sous-structures. Chaque type de sous-structure n'est calculé qu'une seule fois, mais sera inséré de multiples fois dans l'assemblage des structures d'âges physiologiques inférieurs. L'axe de référence permet de manipuler au même niveau les structures monopodiales ou sympodiales (figure 1.7).

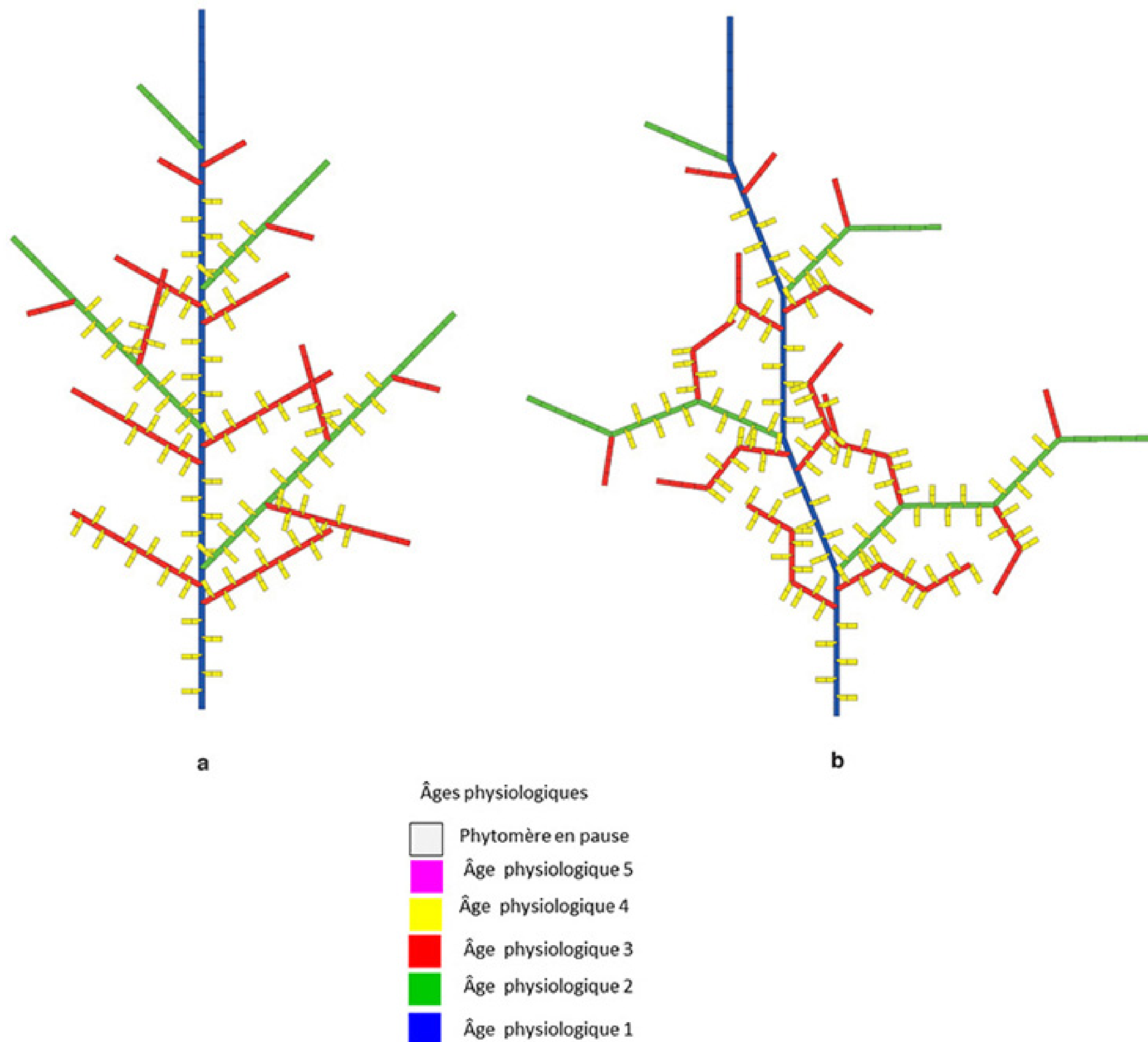



**Figure 1.7.** Équivalence entre les structures à développement monopodial ou sympodial.

**a** : unité architecturale de type monopodiale. Les axes ont une durée de vie qui dépend de l'âge physiologique. **b** : unité architecturale de type sympodiale. Les méristèmes meurent après la mise en place de l'unité de croissance. Les axes se prolongent grâce à des relais sub-terminaux dont le nombre dépend de l'âge physiologique. Les deux structures **a** et **b** produisent les mêmes nombres de types de phytomères.

Le temps de calcul d'un arbre simulé est normalement proportionnel au nombre d'organes produits pour un âge donné. Avec la factorisation en sous-structures, ce temps ne dépend plus que de sa durée de développement.

## ⏩ Notions d’âge chronologique des méristèmes

Le paragraphe précédent décrit, d’un point de vue statique, les éléments botaniques et leurs assemblages qui constituent la structure végétale. Une autre notion essentielle contenue à l’intérieur de cette structure est le temps qui concerne à la fois la durée du développement de la plante et la cinétique de la mise en place des phytomères.

### Temps thermique, phyllochrone et cycle de développement

L’émission des phytomères successifs par les méristèmes des axes se fait selon un pas de temps appelé phyllochrone. Ce temps est nommé calendaire car il permet de suivre au jour le jour le développement de la plante. Mais le phyllochrone est dépendant des paramètres de l’environnement, en particulier de la température, les axes poussent moins vite quand il fait froid. Dans les expérimentations agronomiques, on observe que le nombre de phytomères mis en place par un méristème est proportionnel à la somme des températures moyennes journalières reçues par la plante. Cette somme est appelée « temps thermique ». La transformation du temps calendaire en temps thermique régularise la vitesse de développement des axes. La durée de temps thermique nécessaire à la formation d’un phytomère par le méristème correspond au « cycle de développement (CD) », sans référence désormais au temps calendaire. À chaque cycle de développement, le méristème émet ou non un phytomère. Ainsi une tige constituée de dix phytomères nécessite au moins 10 CD pour être construite. Ce nombre de CD est appelé « âge chronologique ». L’âge chronologique d’une plante caractérise son stade de développement mesuré en nombre de CD. Pour les applications agronomiques, la liaison entre la durée réelle d’un cycle de développement (le phyllochrone) et les paramètres de l’environnement pour suivre le développement en temps calendaire (par exemple au jour le jour) est expliquée aux chapitres 5 et 12.

### Cohortes d’organes

Au cours du développement de la plante les méristèmes produisent à chaque cycle des « cohortes » d'organes, caractérisées par un même type (feuille, entrenœud, fruit, etc.), une même date de formation depuis la germination (même âge ontogénique) et un même âge physiologique. Ces cohortes d'organes évoluent et ont un même âge chronologique compté à partir de la date de leur création.

## Structure topologique et structure chronologique

Pour suivre le développement des axes, le temps est donc discrétisé en cycles de développement. Si les périodes d'inactivité des méristèmes correspondent à des pauses systématiques après des périodes de fonctionnement (arrêt de croissance annuel ou intra-annuel), elles sont dites structurelles par opposition à des pauses aléatoires non prévisibles. Ces dernières se produisent pendant la période de développement et expliquent, par exemple, la variance observée du nombre de phytomères produits par des méristèmes de mêmes âges chronologique et physiologique.

Chez les arbres à développement rythmique dans des zones à saisonnalité marquée, les bourgeons apicaux et axillaires ont une activité synchronisée. La synchronisation est saisonnière. Au printemps ou en début de saison humide, les bourgeons débourrent et donnent naissance à une unité de croissance. Après une période d'activité plus ou moins longue, les méristèmes se reposent jusqu'au printemps suivant. Ces pauses sont structurelles. Tous les axes latéraux de même âge physiologique portés par la tige, ont donc potentiellement le même développement, puisqu'ils reprennent leur fonctionnement généralement au même moment. Pour assurer cette synchronisation, les pauses initiales des bourgeons respectifs dépendent de leurs positions sur la tige qui sont liées à leurs dates de formation.

Les pauses structurelles correspondent à un développement déterministe. La durée de ces pauses est mesurée en cycles de développement. La représentation des structures simulées peut se faire alors sous deux modes Les figures 1.8 à 1.14 illustrent la représentation des structures sous les deux modes :

– le mode chronologique : les phytomères et les pauses sont affichés pour indiquer tout le détail du développement. Les pauses sont

considérées ici comme des entités botaniques au même titre que les phytomères, elles alternent avec ces derniers pour construire un axe végétatif. Le mode chronologique permet une représentation spatio-temporelle du développement de la structure végétale utile pédagogiquement, et qui est appelée « structure chronologique ». Les synchronisations entre les événements et l'effet des délais au développement sont ainsi apparents ;
– le mode topologique : la structure topologique correspond aux phytomères réalisés, donc à la partie visible de la structure. Les pauses (entités botaniques vides) sont supprimées et le temps reste caché.

Les périodes d'activité et de pause des méristèmes sont d'égale importance, du point de vue du développement et de la croissance. Les feuilles restent fonctionnelles même si aucun nouveau phytomère n'est créé, et le fonctionnement des organes (feuilles, fruits, cernes…) c'est-à-dire la production de biomasse et sa répartition peut continuer dans la structure végétale même si le développement est arrêté.

## Plantes à développement continu : rapport de rythme entre les axes

Chez les plantes à développement continu et régulier (donc, déterministe) (caféier, eucalyptus), les rythmes d'émission des phytomères de la tige et des branches peuvent être différents. Généralement, le rythme de la tige principale sert de référence et vaut 1 par convention. Le rapport entre le nombre de phytomères émis par le méristème de la branche et le nombre de phytomères émis par le méristème de la tige pendant la même période permet de prendre en compte ces variations de développement entre axes, on parle de rapport de rythme (figure 1.8). Le rythme de fonctionnement d'un méristème distribue les pauses le long de l'axe créé de façon périodique.

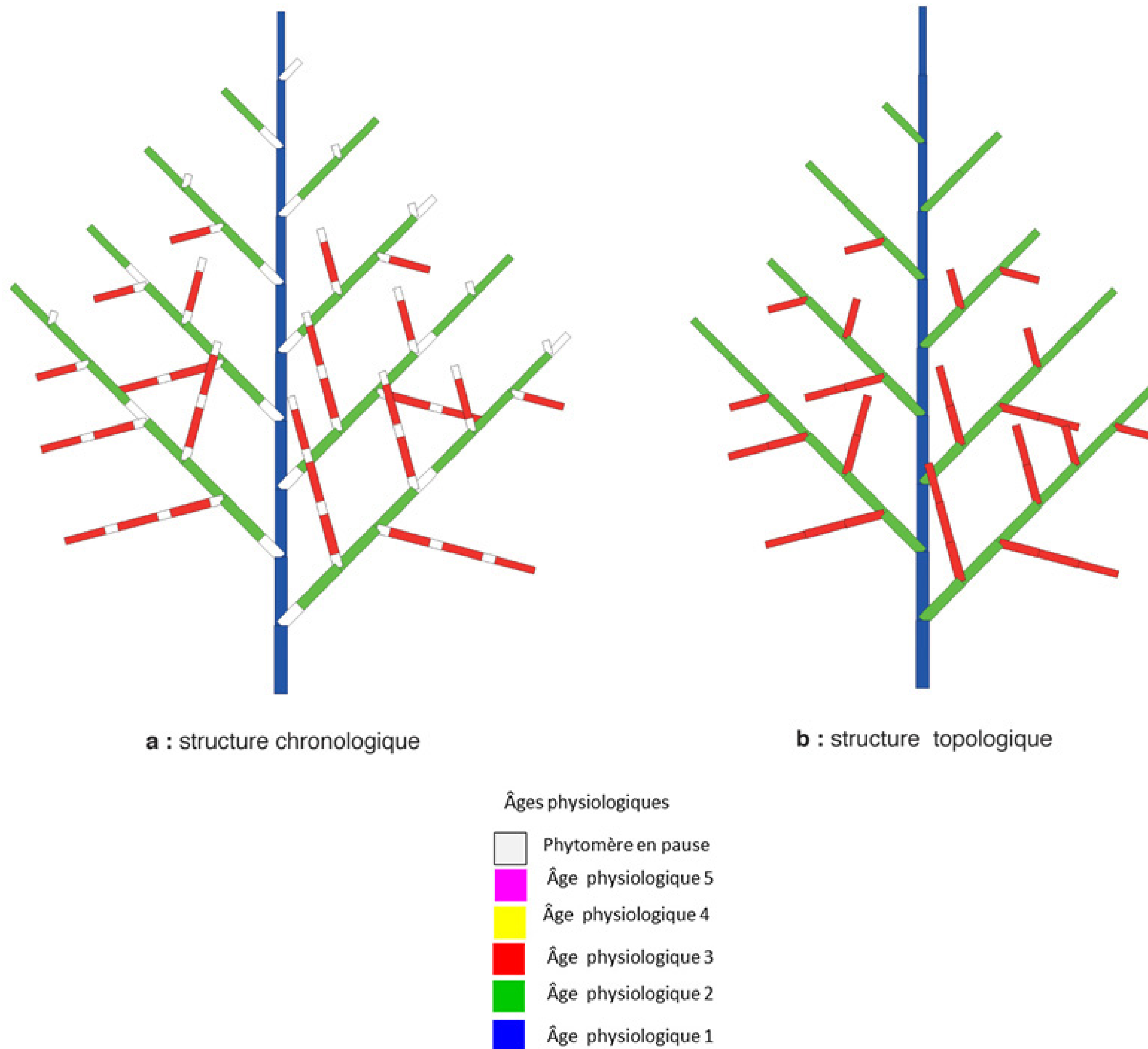



**Figure 1.8.** Représentations chronologique **a** et topologique **b** d'une structure à croissance continue caractérisée par des rythmes de développement propre à l'âge physiologique de l'axe.

Les pauses sont représentées par des rectangles blancs. Il n'y a pas de pauses sur la tige (rythme $w$ = 1). L'axe d'âge physiologique 2 possède un rythme $w$ = 0,75 (1 pause tous les trois cycles). L'axe d'âge physiologique 3 possède un rythme $w$ = 0,5 (1 pause tous les deux cycles). Par convention, si $w$ < 1, l'axe ramifié débute par une pause avant que le rythme s'installe.

## Ramification différée et immédiate

Chez les arbustes, la ramification peut être immédiate, ou retardée de plusieurs semaines après la création des méristèmes axillaires. Dans ce cas

ceux-ci subissent des pauses comptées en CD avant leur mise en fonctionnement. Les axes latéraux apparaissent décalés sur les axes porteurs dans la structure végétale (figure 1.9).

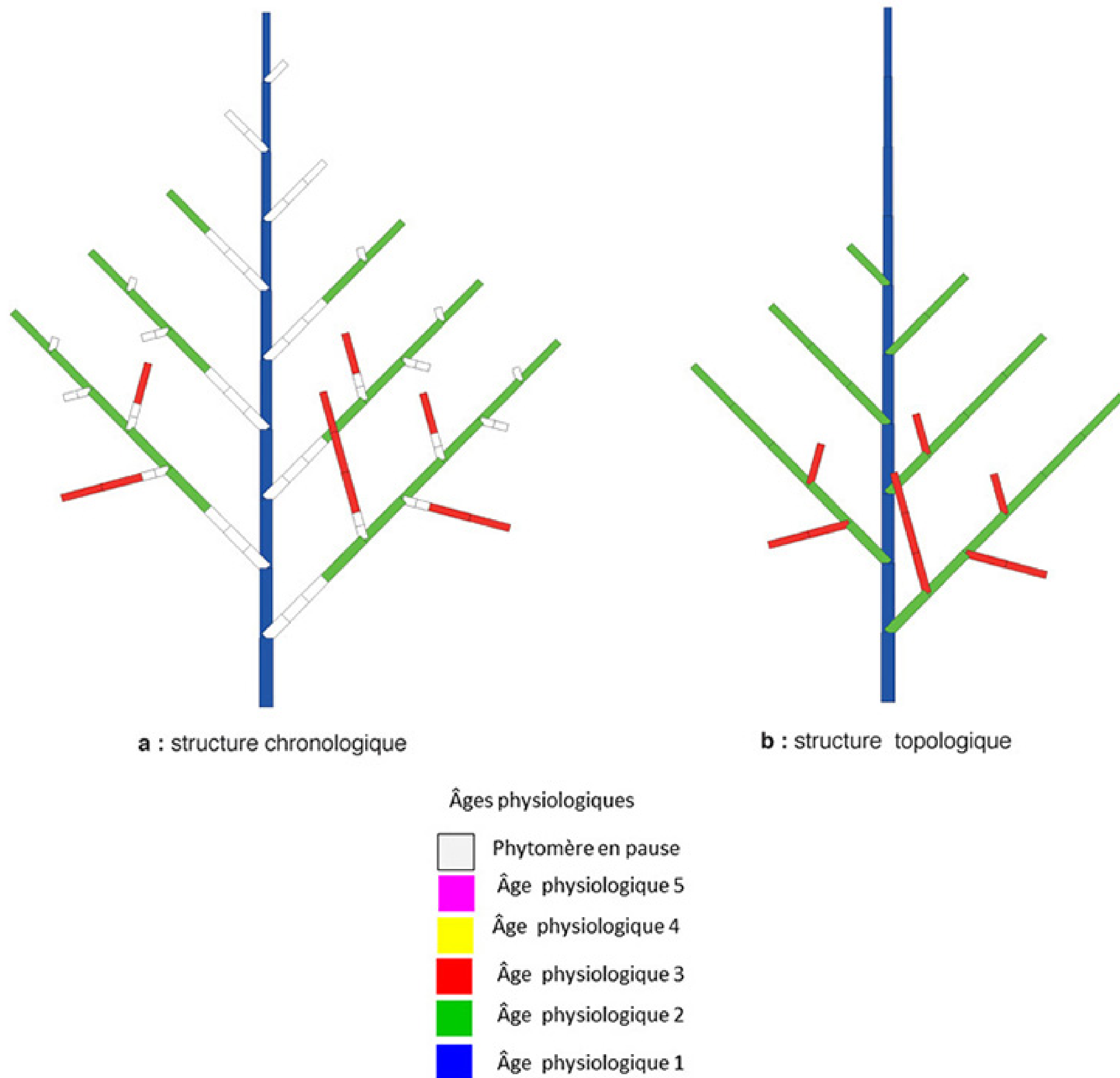



**Figure 1.9.** Représentations chronologique **a** et topologique **b** d'une structure à croissance continue à ramification différée.

La structure chronologique porte des branches dont le développement est retardé de 3 cycles de développement (CD) qui elles-mêmes portent des rameaux dont le développement est retardé de 2 CD. Ces pauses sont structurelles (systématiques). Sur la structure topologique, les cimes apparaissent comme décalées.

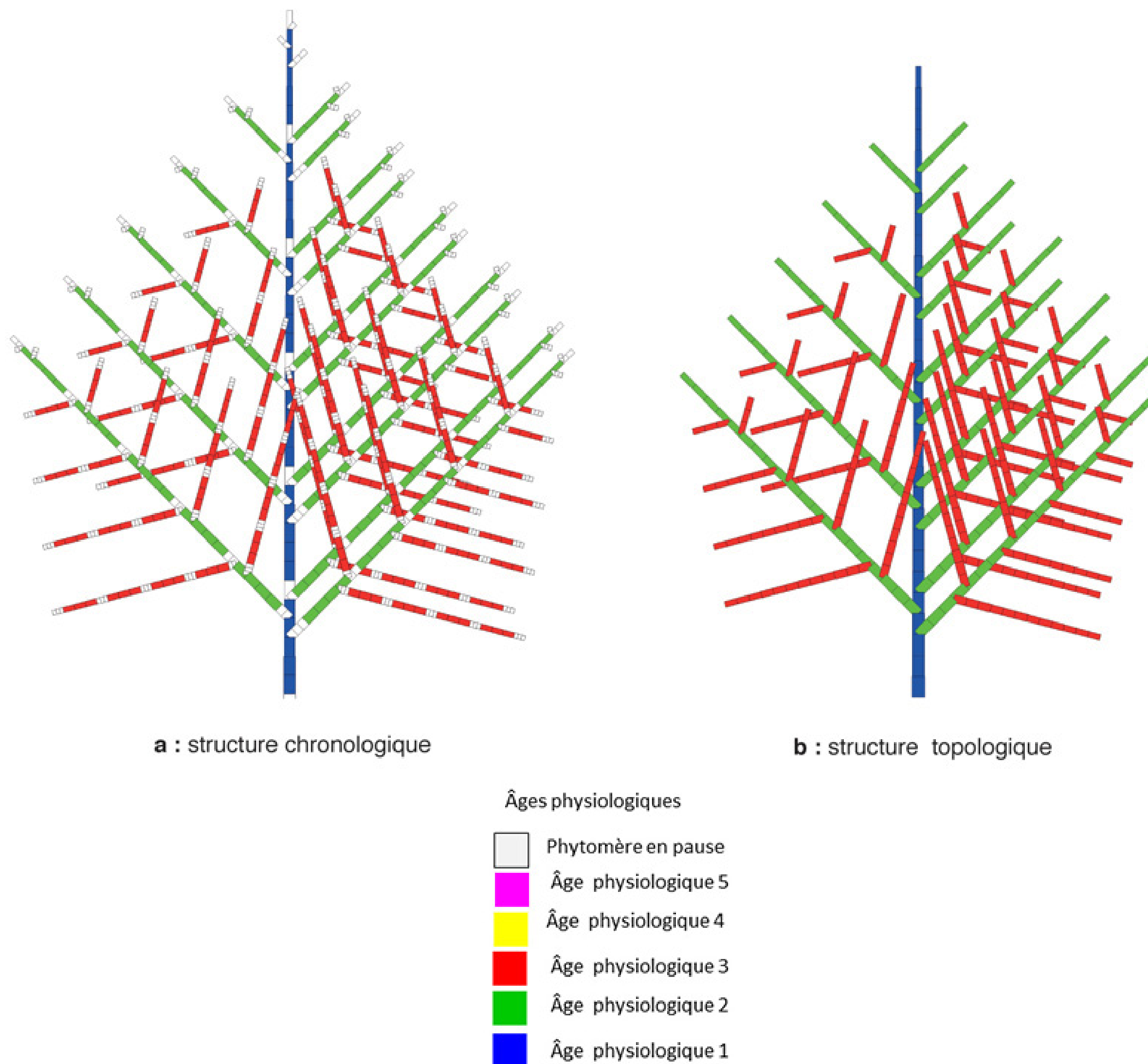



**Figure 1.10.** Représentations chronologique **a** et topologique **b** d'une structure à croissance rythmique à ramification différée d'une phase d'allongement.

Les pauses sont structurelles car régulières (cas des arbres tempérés comme le marronnier, l'érable etc.). La durée de développement annuel dans cet exemple est de 6 CD. Les UC ont un nombre de phytomères décroissant avec l'augmentation de l'âge physiologique (respectivement 5, 4, 3 pour les âges physiologiques 1, 2, 3). Les durées des pauses annuelles complémentaires des méristèmes pour synchroniser leur fonctionnement sont donc respectivement 1, 2, 3 CD pour les âges physiologiques 1, 2, 3. Par ailleurs, la ramification des axes est différée d'un nombre de CD qui dépend de leur position de façon à être synchronisés également avec les méristèmes terminaux, dans la reprise du développement en début de saison. La structure topologique montre qu'une unité de croissance porte des branches de même taille du fait du synchronisme de leur développement.

La ramification des espèces d’arbres tempérés à croissance rythmique apparaît généralement au début de l’année suivante, ce qui fait que la dernière UC formée n’est pas ramifiée. En conséquence, les rameaux axillaires ont un développement différé (cas répandu chez les arbres tempérés, marronnier, peuplier, hêtre, etc.). Dans la simulation de l’architecture, la prise en compte des retards qui dépendent de la position des rameaux sur l’unité de croissance permettent de synchroniser leur allongement (figure 1.10). Chez certaines espèces, les rameaux se développent juste après la mise en place du méristème axillaire. Cette ramification immédiate est présente chez de nombreuses espèces (aulne, orme, hêtre, cèdre…) dans la phase juvénile et peut disparaître par la suite. Mais la ramification immédiate est systématique chez le michelia (espèce végétale proche du magnolia) bien qu’il soit un arbre à croissance rythmique avec une reprise synchrone du développement pour tous les axes au printemps suivant (figure 1.11).

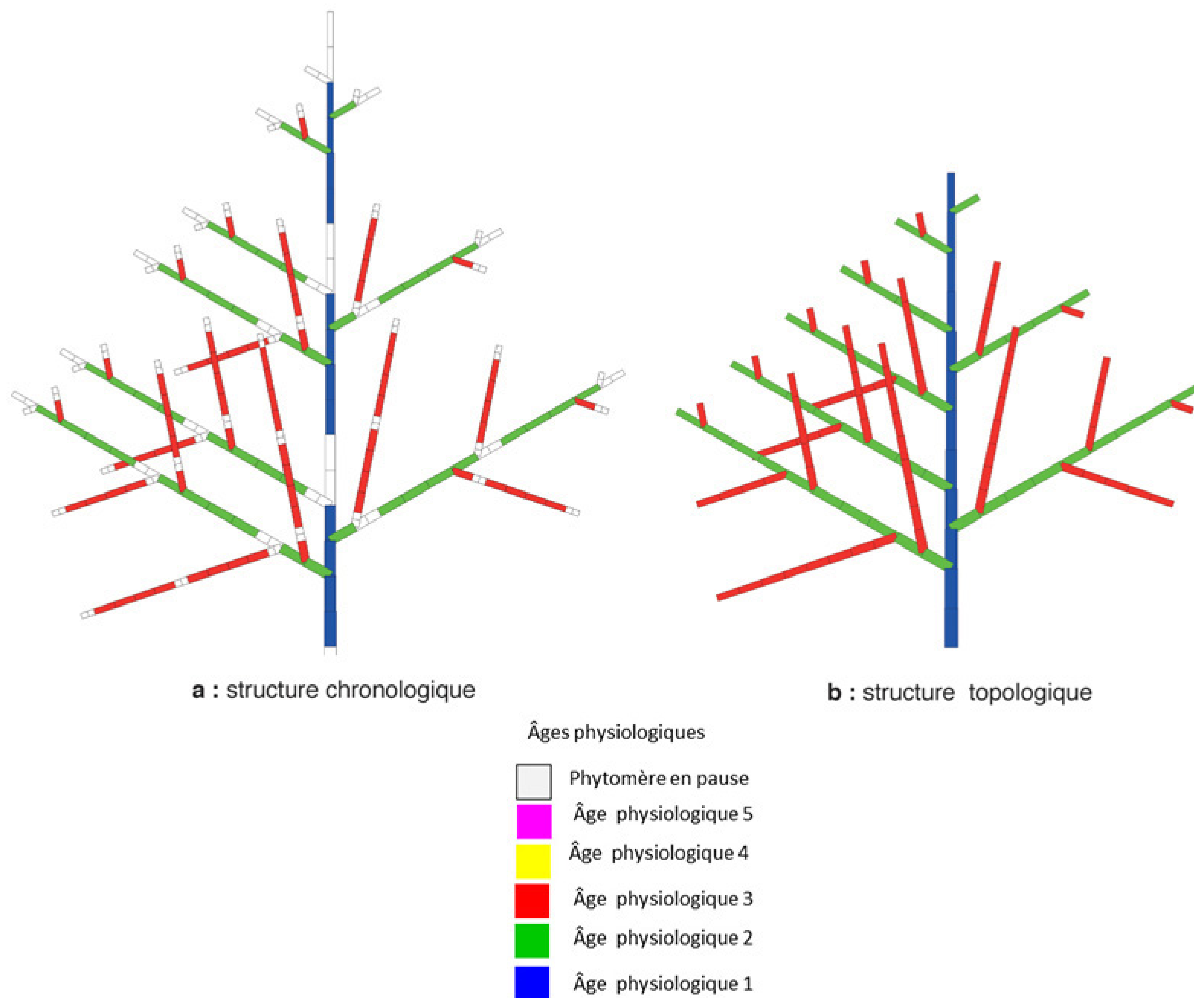



**Figure 1.11.** Représentations chronologique **a** et topologique **b** d'une structure à croissance rythmique et à ramification immédiate.

La durée de l'année est 5 CD. Les UC ont toutes 4 phytomères. La ramification des unités de croissance est immédiate. Les pauses observées correspondent à un arrêt en fin d'année avec une reprise du fonctionnement synchronisé des méristèmes à la saison suivante. Les UC terminales sont ramifiées. Ce phénomène se rencontre chez le michelia. Le profil des cimes est conique, contrairement au profil télescopique des arbres à ramification différée (figure 1.9).

## Arbres à développement rythmique synchrone : préformation, néoformation et polycyclisme

Si les phytomères émis sont formés et stockés dans le bourgeon sous forme embryonnaire au cours de la saison de croissance précédente, ils sont dits préformés. Leur allongement a lieu sur une période relativement courte au

printemps. Le nombre de phytomères préformés d'une unité de croissance (UC), relativement constant, diminue néanmoins avec l'augmentation de l'âge physiologique de son méristème. Chez certaines espèces (le merisier, l'abricotier, le peuplier, par exemple), une fois l'allongement de la partie préformée présente dans le bourgeon hivernal achevé, de nouveaux phytomères sont créés, un par un, par le méristème qui se remet à fonctionner. Ces phytomères sont dits néoformés. L'unité de croissance est alors constituée d'une partie préformée et d'une partie néoformée. Généralement, ces deux parties se distinguent par leur morphologie et leur anatomie foliaires (figure 1.12). Chez un peuplier, les feuilles issues de la préformation sont petites et homogènes, et celles issues de la néoformation atteignent une taille maximale au milieu de la partie néoformée. La néoformation se produit du printemps à l'automne chez les ormes ou les abricotiers par exemple. Le nombre de phytomères néoformés varie en fonction de l'âge et des conditions de développement (fertilité et climat) et peut atteindre exceptionnellement la centaine (abricotier, par exemple).

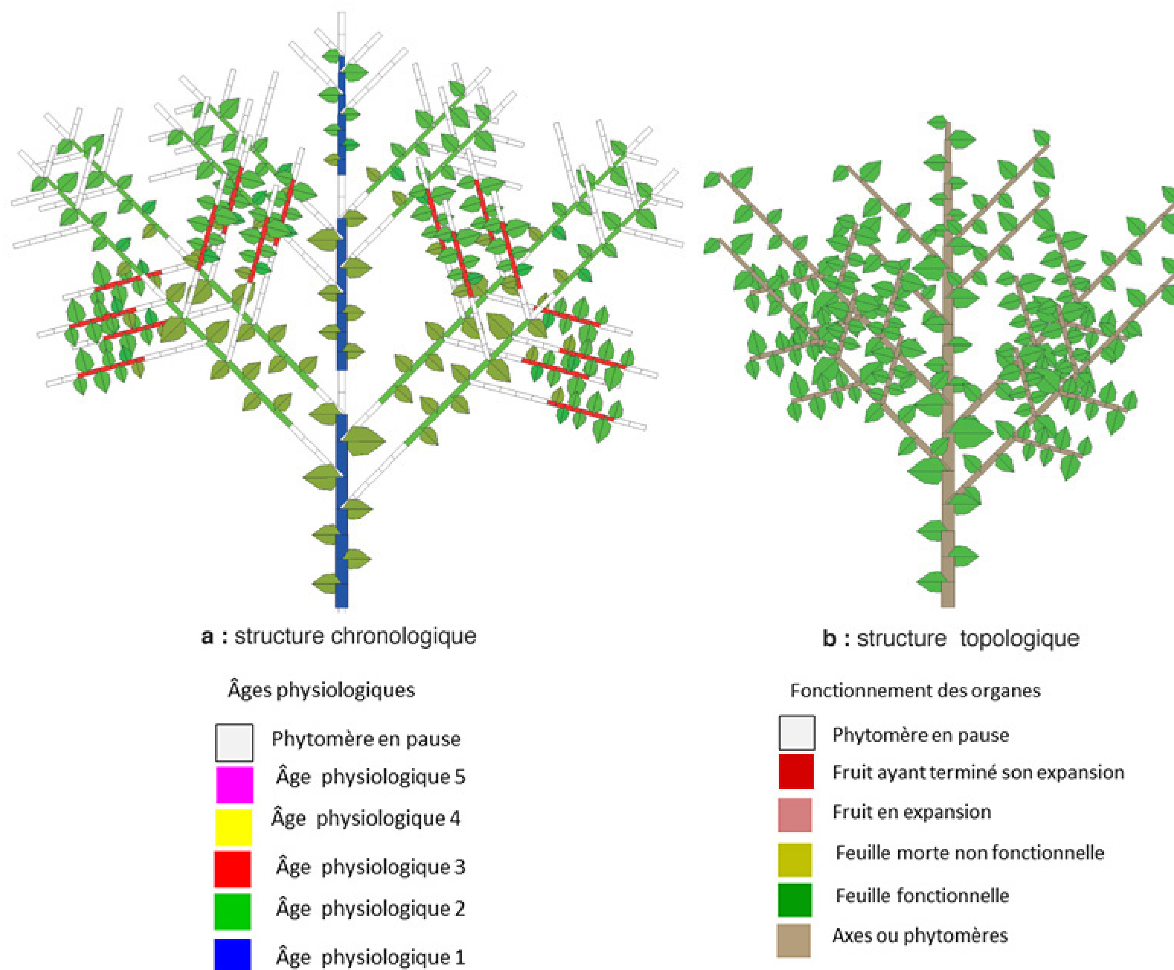



**Figure 1.12.** Représentations chronologique **a** et topologique **b** d'une structure à développement rythmique à ramification différée d'une phase d'allongement avec des unités de croissance ayant une partie préformée et un partie néoformée.

La structure chronologique montre dans cet exemple des UC formées de 9 CD composées de 4 phytomères préformés suivis de 3 phytomères néoformés. Le temps de repos entre deux UC successives est de 2 pauses. Les 4 premiers phytomères ont la même taille car ils ont fait leur expansion simultanément. Les 3 phytomères néoformés ont des tailles différentes car ils s'allongent un par un juste après leur formation dans un contexte offre/demande variable.

Chez certaines espèces, les méristèmes mettent en place une seule unité de croissance par année (l'érable, le marronnier, par exemple). D'autres montrent plusieurs périodes d'allongement successives séparés par des périodes de repos plus ou moins courtes qui donnent naissance finalement à une pousse annuelle constituée de plusieurs unités de croissance (figure 1.13) qui, le plus souvent, ne ramifie que l'année suivante. On parle

alors de développement polycyclique (noyer, pin d'Alep). Le nombre d'unités de croissance émis dans l'année diminue progressivement avec l'augmentation de l'âge physiologique du méristème édificateur.

Pour simuler le développement des arbres, il faut allouer au fonctionnement des méristèmes un nombre suffisant de CD pour prendre en compte les périodes de pauses structurelles et d'activité des méristèmes nécessaires à la pousse annuelle.

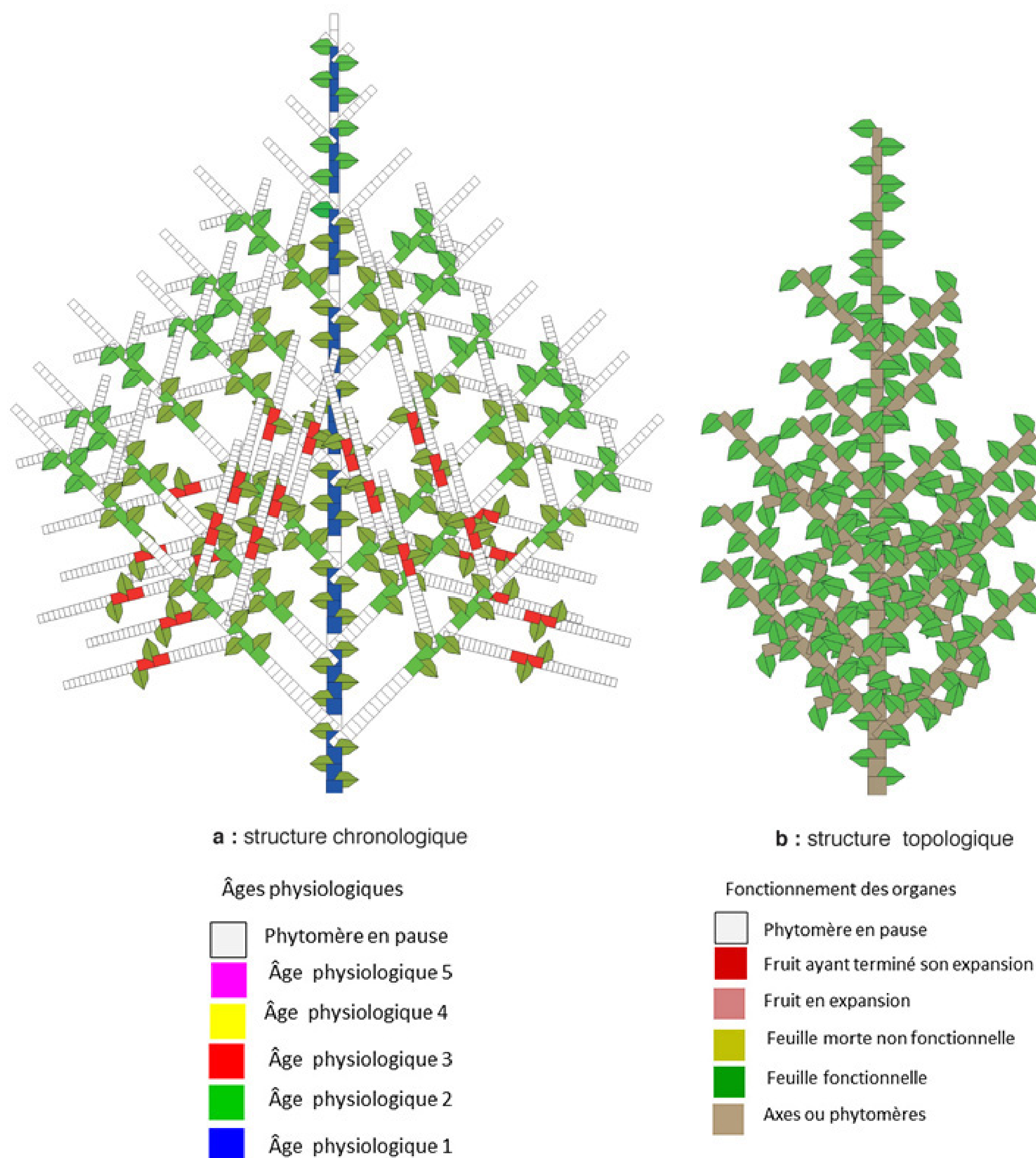



**Figure 1.13.** Représentations chronologique et topologique d'une structure à développement rythmique et polycyclique, à ramification différée d'une phase

d’allongement.

Les pousses annuelles se développent sur 5 CD. Le tronc (âge physiologique 1) fait des UC de 4 phytomères par pousse annuelle. Les branches font des UC de 3 phytomères par pousse et les rameaux font des UC de 2 phytomères par pousse. **a** : simulation de la structure chronologique à 3 ans. Les branches d’une même pousse ont le même nombre de phytomères car leur développement est synchrone. Dans cet exemple, la structure chronologique contient plus de pauses que de phytomères créés. **b** : représentation botanique de la structure. Le hêtre suit ce type de développement.

## Arbres à développement rythmique asynchrone

Les arbres tropicaux comme l’hévéa, ont des méristèmes qui ne fonctionnent pas tous simultanément à la reprise saisonnière du développement (appelés flushes). Certains méristèmes restent dormants pendant des durées variables. Des branches de même âge chronologique et physiologique ont un nombre d’UC variable. Le fonctionnement des méristèmes devient désynchronisé.

## Avortement des méristèmes, mortalité des axes

Les méristèmes ont une durée de vie qui dépend principalement de leur âge physiologique. Si une transition d’âge physiologique change brusquement leur mode de fonctionnement, en revanche l’avortement y met une fin. Chez les plantes monocaules, l’avortement signifie à terme la mort de toute la tige. Chez les arbres c’est un processus continu qui touche les méristèmes en fonction de leurs âges chronologique, ontogénique et physiologique mesurés en CD dans le processus de développement. La mortalité des méristèmes produit un élagage naturel et progressif des axes végétatifs, elle s’accroit avec l’âge physiologique. Ainsi, les axes courts sont éliminés rapidement, mais les réitérations demeurent.

Dans le cas du développement monopodial, l’avortement des méristèmes détermine la durée de vie des axes végétatifs (figure 1.14). Son déterminisme ne dépend pas seulement de l’âge physiologique. L’environnement peut produire des stress qui augmentent significativement la mortalité des axes.

Dans le cas du développement sympodial, l’avortement des méristèmes terminaux est systématique à la fin de la mise en place des unités de

croissance (orme, par exemple). Les axes se développent par des relais successifs assurés par des méristèmes axillaires sub-terminaux.

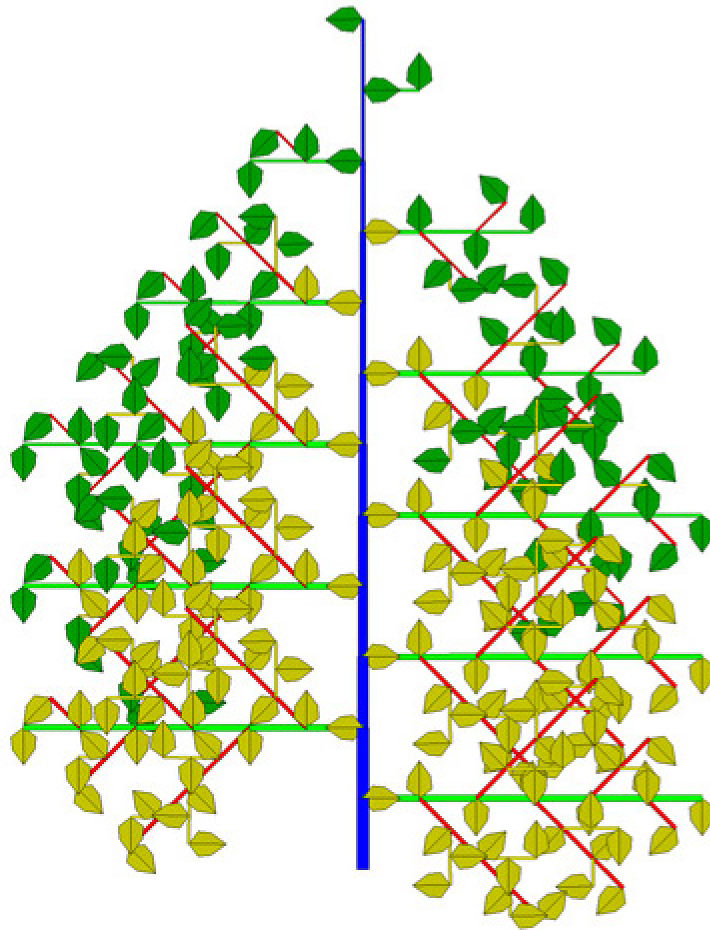


**Figure 1.14.** Représentation topologique et botanique d’une structure à développement continu avec arrêt de développement des ramifications.

Dans cet exemple, tous les méristèmes des branches meurent simultanément après que les axes 2 ont formés 6 phytomères.

## ⏵⏵ Aspects déterministe et stochastique de l’architecture des plantes

Les irrégularités observables du développement d’un axe sont apparemment dues au hasard (qui n’est que le reflet de notre ignorance !). La régularité du développement est l’exception chez les arbres (exemple *Cecropia* sp.) et concerne surtout les petites plantes monocaules (tournesol, maïs, betterave)

ou les plantes cultivées et taillées (tomate, concombre). Dès que la plante ramifie les branches se désynchronisent rapidement dans leur développement en termes de nombre de phytomères.

Pour des axes de même catégorie, les pauses aléatoires des différents méristèmes, sur des périodes de développement identiques, conduisent à une distribution statistique du nombre de phytomères produits. L'enchainement des périodes d'activité et de repos n'a plus un caractère périodique dans le temps, comme pour le rythme, mais devient apériodique. Le développement des axes prend alors un aspect stochastique.

Ce phénomène affecte un méristème dans tous les aspects de son fonctionnement qui comprennent la mise en place des phytomères, l'avortement ou le délai de l'apparition d'une ramification. L'architecture perd alors sa régularité, mais la ressemblance entre des individus de même espèce persiste car ils sont issus des mêmes processus aléatoires. La prise en compte des aspects stochastiques du développement des plantes est indispensable pour définir les bonnes méthodes d'échantillonnages qui permettront d'étudier le fonctionnement de la plante, tant pour les méristèmes que pour les relations sources-puits (chapitres 2, 5, 6).

Le mode de représentation chronologique devient très utile pour visualiser les plantes stochastiques simulées, car les pauses y sont matérialisées (figure 1.15).

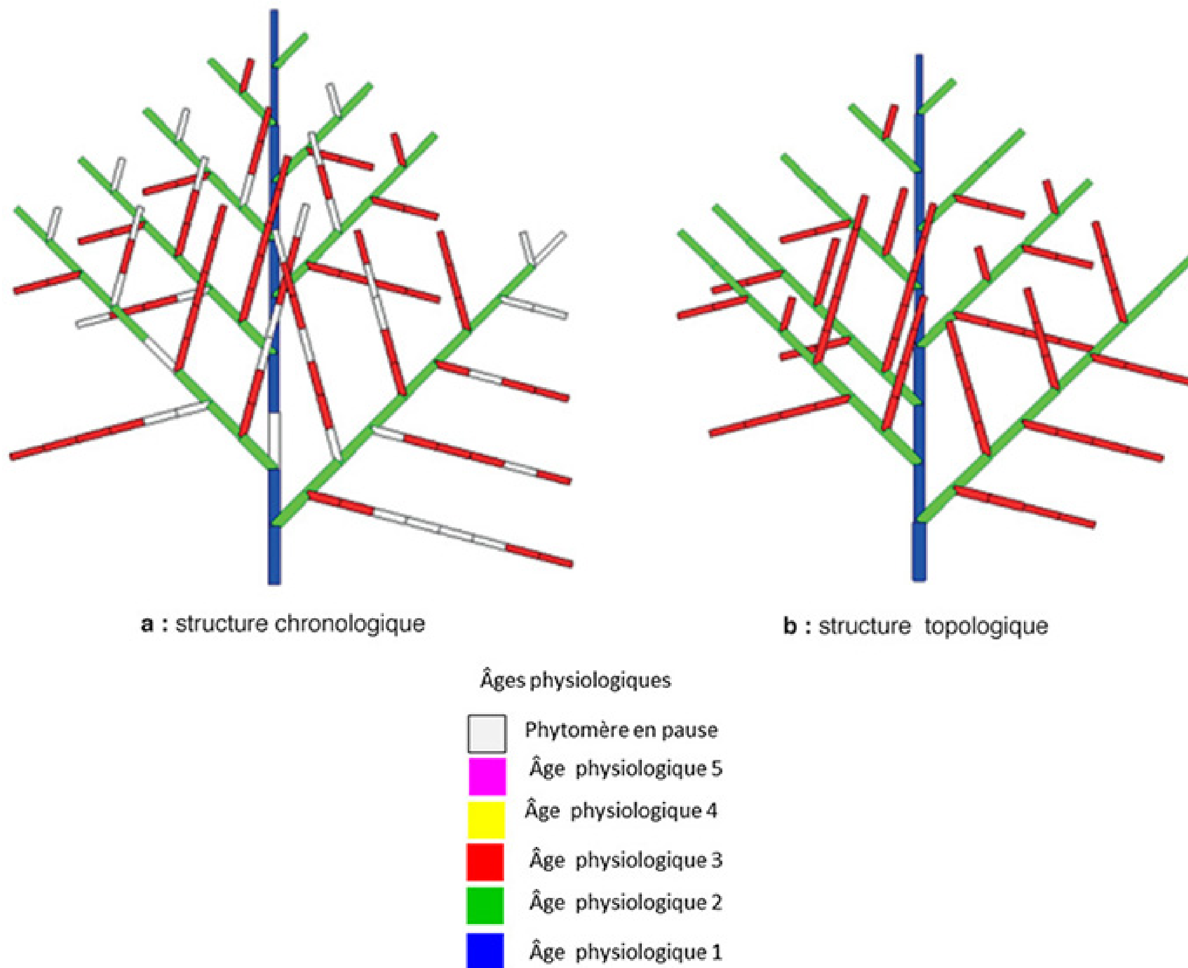



**Figure 1.15.** Représentations chronologique **a** et topologique **b** de deux simulations stochastiques d'une plante computationnelle avec un fonctionnement des méristèmes qui simule un processus de Bernoulli.

Les méristèmes des 3 âges physiologiques ont une probabilité *b* = 0,8 de produire un phytomère à chaque cycle de développement. Les pauses en proportion complémentaires 0,2 sont réparties d'une façon aléatoire dans la structure chronologique le long des axes, elles sont invisibles car supprimées dans la structure topologique. Les structures topologiques issues de la simulation stochastique montrent une grande variabilité.

## ⏩ À retenir

Dans ce chapitre, nous nous sommes limités strictement à l'organisation de la structure végétale, c'est-à-dire aux dépendances par filiation et ramification entre les entités botaniques engendrées par le fonctionnement des méristèmes. Une entité pleine correspond à la création d'un phytomère,

une entité vide à une pause. La structure chronologique matérialise la création des entités, phytomères et pauses compris.

On considère que la morphogenèse végétale est le résultat de deux phénomènes : le développement et la croissance. Le développement est le résultat du fonctionnement des méristèmes qui produisent une structure végétale dont les axes ramifiés sont constitués de séries de phytomères. Les organes ne jouent pas de rôle fonctionnel du point de vue du développement. La modélisation mathématique du développement et sa simulation font l'objet des chapitres 2, 3, 4. La croissance est l'accumulation de la biomasse dans le système plante, par le jeu de la photosynthèse. Elle est le résultat des relations sources-puits où les organes jouent leurs rôles fonctionnels. Elle assure l'expansion en biomasse des organes produits par le développement. La modélisation mathématique de la croissance et sa simulation font l'objet des chapitres 5, 6, 7, 8.

Trois âges caractérisent un méristème : l'âge chronologique qui mesure la durée de fonctionnement depuis sa création ; l'âge physiologique qui mesure son degré de différenciation ; l'âge ontogénique qui correspond à sa date de création dans la structure végétale. Les âges chronologique et ontogénique sont mesurés en cycles de développement (CD), unité de base de durée qui pilote le développement. À chaque cycle de développement un méristème peut produire une entité botanique qui est soit un phytomère, soit une pause. Le cycle est mesuré en temps thermique et non en temps calendaire, ce qui régularise le développement.

Chez le jeune arbre, l'architecture est composée d'un nombre fini de catégories d'axes bien hiérarchisés selon l'ordre de ramification et qui se distinguent par l'état de différenciation (ou âge physiologique) de leur méristème édificateur. Au cours du développement ultérieur, l'architecture se complexifie par le processus de réitération des axes. Le vieillissement des méristèmes entraine des transitions d'âge physiologique le long des axes. D'un point de vue chronologique, le fonctionnement des méristèmes alterne des périodes de repos et d'activité. Cette alternance se traduit le long des axes par des successions de pauses (d'origine structurelle ou aléatoire) et de production de phytomères. L'avortement du méristème terminal entraine la mortalité des axes âgés ou le développement d'un axe latéral pour les plantes à développement sympodial.

Selon les modes de fonctionnement des méristèmes (continu, rythmique, polycyclique, défini ou indéfini), de ramification (monopodiale, sympodiale), de floraison (apical, latéral), les structures végétales s'organisent par le jeu de la combinatoire en un nombre limité de schémas structuraux qui couvrent tous les types de plantes. Ils ont été déjà présentés sous une forme analogue dans (Barczi *et al.*, 1997). Mais ici les notions d'âge chronologique et d'entité botanique de pause opposée à l'entité phytomère change complètement la perspective d'observation de la structure végétale où le temps est représenté maintenant explicitement. L'architecture qui est une représentation 3D de la structure topologique est obtenue par la suppression des pauses dans la structure chronologique. Le temps n'y figure plus que d'une façon implicite.

À chaque schéma structural, correspond une stratégie d'échantillonnage adaptée, pour l'identification des paramètres du système plante et des méthodes inverses appropriées (chapitres 2, 11, 12 et 13). La plupart des plantes herbacées, arbustes, arbres, trouvent leur place dans ces schémas structuraux et peuvent donc être modélisées. Ces schémas structuraux s'inspirent évidemment du principe des modèles architecturaux (Hallé *et al.*, 1978), qui sont peu détaillés du point de vue du fonctionnement des méristèmes mais qui intègrent des notions géométriques et physiologiques (phyllotaxie, tropismes, etc.).

# Chapitre 2

## Les équations du fonctionnement et de la production des méristèmes

PHILIPPE DE REFFYE

Évelyne Costes, Éric Elguero, Claire Chavaneau, Dominique Fournier, Michel Cognée, Yves Caraglio, Hervé Rey, Sylvie Sabatier, Éric Nicolini, Véronique Letort et Charlotte Baey ont également contribué à ce chapitre.

L'objectif de ce chapitre est de proposer une modélisation stochastique simple de la production des phytomères par les méristèmes pour décrire le développement des axes végétatifs dans le cadre des schémas structuraux présentés au chapitre 1. Cette modélisation est validée sur de nombreux exemples. Trois points particuliers sont abordés :

– le développement des axes végétatifs par les méristèmes terminaux sous l'effet d'un fonctionnement continu ou rythmique. Très peu de plantes ont un fonctionnement purement déterministe. C'est le cas des plantes non ramifiées, comme certaines variétés cultivées de maïs, de tournesol, ou des plantes taillées en monocaule comme la tomate, qui ont des phyllochrones réguliers, une fois la transformation du temps calendaire en temps thermique effectuée (chapitre 1). Mais chez les plantes ramifiées, même après la transformation en temps thermique, le phyllochrone des méristèmes possède un caractère aléatoire irréductible qui peut conduire deux axes homologues à produire un nombre variable de phytomères pendant une même durée de fonctionnement. Il en résulte un développement stochastique dont l'origine principale semble être la compétition pour la ressource disponible. Ainsi, le méristème d'une tige de cotonnier a un fonctionnement aléatoire. Si l'on supprime les rameaux par ablation des méristèmes axillaires, le fonctionnement de ce méristème devient régulier et donc déterministe. Il ne subit plus la compétition pour la biomasse des méristèmes axillaires ;

– l'avortement des méristèmes, qui présente aussi un caractère aléatoire dépendant fortement de la compétition entre les organes et des stress liés à l'environnement. Ainsi, la mortalité des axes végétatifs augmente avec l'âge de la plante et la densité de plantation ;

– la mise en place de la ramification par les méristèmes axillaires. Ce phénomène est le plus complexe. Les méristèmes axillaires subissent des lois de dormances. Ils ont un fonctionnement synchronisé ou désynchronisé, la ramification peut être continue ou rythmique avec des alternances de zones ramifiées ou non ramifiées.

L'application de la théorie du renouvellement permet de justifier la discrétisation du temps de fonctionnement des méristèmes en cycles de développement (CD). Des probabilités sont alors associées, à chaque cycle, aux événements que subissent les méristèmes (pause, avortement, changement d'état).

Ce chapitre comprend deux parties. La première partie décrit la construction du modèle mathématique sur le fonctionnement stochastique des méristèmes. Le modèle utilise les notions de base de la théorie des probabilités et de la simulation stochastique telles qu'elles sont explicitées

dans (Johnson, Kotz, 1969) et (Naylor, Balintfy, 1966). La deuxième partie présente la validation de ce modèle générique sur de nombreux exemples d'espèces d'arbustes et arbres qui correspondent à autant de travaux de recherches et de mesures effectués sur les plantes sur plusieurs dizaines d'années. Le programme Gloups utilisé dans ce chapitre, écrit en MatLab, permet d'identifier les paramètres du fonctionnement des méristèmes à partir des mesures effectuées sur les axes végétatifs, et de simuler leurs développements stochastiques.

## ⏩ Modélisation du fonctionnement des méristèmes

### Aspects qualitatifs

Le phyllochrone (chapitre 1) correspond au pas de temps élémentaire nécessaire à la mise en place d'un nouveau phytomère en bout d'axe par un méristème. En temps calendaire, il peut varier selon l'espèce de moins d'un jour (tournesol) à quelques semaines (caféier). En temps thermique, le phyllochrone est stable et associé à un cumul de températures moyennes journalières, chez les plantes monocaules. Chez les plantes ramifiées, le phyllochrone n'est plus régulier, même après transformation en temps thermique. Ainsi, chez un caféier, les méristèmes des branches mettent en moyenne quinze jours pour créer un nouveau phytomère en bout d'axe. Mais on observe une variabilité comprise entre dix et vingt jours pour un même méristème suivi dans son fonctionnement ou d'un méristème à l'autre. Cette variabilité est à l'origine du caractère stochastique du développement. Le nombre de phytomères produits par des méristèmes sur une même période de développement suit en général une certaine distribution, que l'on cherche ici à caractériser.

La formation d'un phytomère par un méristème se fait en deux phases :

– la création par le méristème d'une ébauche embryonnaire sous forme de massif cellulaire ;
– l'élongation de cette ébauche par expansion des cellules qui s'accroissent en volume et biomasse.

Ces deux phases sont concomitantes ou différées. Dans le premier cas, l'élongation suit immédiatement la création et on parle de néoformation. Dans le deuxième cas, il se forme une réserve d'ébauches embryonnaires en attente d'élongation simultanée, on parle de préformation. Cette réserve préformée est souvent protégée dans un bourgeon écailleux.

Dans le cas de la néoformation, le développement des axes est continu et le nombre de phytomères, mis en place sur une période donnée, suit une distribution qui dépend de la variabilité du phyllochrone. Cette distribution a le plus souvent un caractère uni modal, assimilable à une loi binomiale.

Dans le cas de la préformation, la création des ébauches de phytomères est invisible et se fait sur une durée fixe. La réserve préformée mise en place suit une distribution de type binomiale. Au déclenchement de la phase d'expansion tous les phytomères s'allongent ensemble, ils forment la nouvelle « pousse ». Ce fonctionnement donne au développement des axes un caractère rythmique, que l'on trouve chez les arbres tempérés comme les marronniers ou les arbres tropicaux comme les hévéas.

### Création d'un processus de Bernoulli à partir de la théorie du renouvellement

L'objectif de la théorie du renouvellement est de compter les occurrences d'un phénomène donné pendant une période fixée, sachant que les délais entre deux occurrences successives sont indépendants et suivent la même loi de variation. La distribution du nombre de réalisations du phénomène pendant cette période est appelée « loi de comptage ».

Ici, le phénomène qui nous intéresse est la formation d'un phytomère par le méristème apical d'un axe végétatif, et on suppose que le temps d'attente entre la formation de deux phytomères successifs suit une loi de moyenne $\mu$ et de variance $\sigma^2$. Des résultats provenant de la théorie du renouvellement établissent que la distribution du nombre de phytomères noté $N_{T,}$ produits pendant une période $T$, converge vers une loi normale lorsque $T$ croît. Cette loi ne dépend que de la moyenne $\mu$ et de la variance $\sigma^2$ de la distribution du temps de renouvellement. Pour de grandes valeurs de $T$, on démontre que l'on peut donc faire l'approximation suivante pour la moyenne $M$ et la variance $V$ du nombre de phytomères produits :

$M \approx \frac{T}{\mu}$ ; $V \approx T \cdot \frac{\sigma^2}{\mu^3}$ (1)

De plus, la distribution obtenue tend vers une loi normale discrétisée, puisqu'il s'agit de nombres d'éléments produits. Dans le cas où la variance de la loi de comptage est inférieure à sa moyenne, cette distribution peut être assimilée à une loi binomiale qui tend de la même façon vers la loi normale lorsque $T$ augmente.

La moyenne et la variance d'une loi binomiale $B(N, b)$ s'écrivent :

$M = N \cdot b$ et

$V = N \cdot b \cdot (1 - b)$ (2)

où $N$ est le nombre de tirages et $b$ la probabilité de leurs réalisations.

En comparant les systèmes d'équations (1) et (2), on établit facilement que, dans ce cas :

$$N \approx \frac{T}{\mu \cdot \left(1 - \frac{\sigma^2}{\mu^2}\right)}$$

et

$b \approx 1 - \frac{\sigma^2}{\mu^2}$ (3)

Or la loi binomiale $B(N, b)$ peut être considérée comme la distribution du processus de comptage qui résulte d'un processus de renouvellement avec un pas de temps discret que l'on appelle ici cycle de développement (CD). $N$ renouvellements sont réalisés chacun avec une probabilité $b$ à chaque CD. Un tel processus est appelé processus de Bernoulli. La simulation numérique donne donc des cycles qui produisent des entités phytomères en alternance (avec une probabilité $b$) avec des entités pauses (avec une probabilité $1 - b$). L'utilisation de la théorie du renouvellement permet donc de passer du temps continu au temps discret avec une bonne approximation. En partant de l'hypothèse selon laquelle la distribution du nombre de phytomères produits par des tiges semblables pendant une période donnée $T$ s'ajuste à une loi binomiale $B(N, b)$, on peut en déduire la durée moyenne du cycle de développement : $t_{CD} = T/N$. Ce modèle s'accorde avec l'utilisation du temps thermique par rapport au temps calendaire. Le temps minimum qui sépare la création de deux phytomères successifs vaut évidemment un cycle de développement et le nombre de cycles de développement qui comptabilise les entités phytomères et pauses est en relation linéaire avec le temps thermique.

Supposons que le temps de renouvellement $\mu$ puisse se dilater selon un coefficient $x$, en $x \cdot \mu$ et son écart type $\sigma$ également en $x \cdot \sigma$ en fonction de la température. Cela sera sans effet sur la valeur de la probabilité $b$. En effet, on a :

$$b \approx 1 - \frac{x^2 \cdot \sigma^2}{x^2 \cdot \mu^2} = 1 - \frac{\sigma^2}{\mu^2}$$

La distribution du nombre de phytomères produits reste donc invariante après la transformation du temps calendaire en temps thermique effectuée. Il s'agit d'une simple dilatation de l'échelle du temps. Au bout d'un temps variable, selon les conditions de température, on aboutit à un même stade de développement en nombre de CD et une même distribution du nombre de phytomères par axe. Notons que le modèle n'est utilisable que si $\sigma^2 < \mu^2$. Le cas $\sigma^2 = \mu^2$ (qui correspond à la loi de Poisson) donnerait un nombre infini de CD. Fort heureusement, sur toutes les plantes analysées, le processus de Bernoulli s'est toujours bien adapté, les valeurs de $b$ observées correspondent le plus souvent à $b > 0,7$.

## Étude numérique sur un cas théorique

Soient deux processus de renouvellement $(X_1,\ldots X_n)$ et $(X^*_1,\ldots X^*_n)$ qui ont même moyenne et même variance avec $\mu = 6$ et $\sigma^2 = 2$, et on définit $N_t$ et $N^*_t$ les processus de comptage associés.

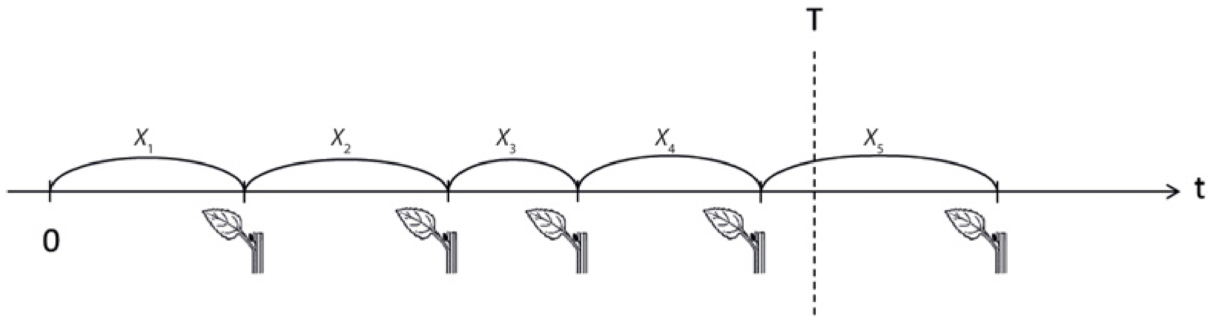



**Figure 2.1.** Schéma du processus de renouvellement.

Les temps entre la formation de deux phytomères successifs forment une suite de variables aléatoires $(X_1,\ldots, X_n, \ldots)$ indépendantes et de même loi, de moyenne $\mu$ et de variance $\sigma^2$. Le processus de comptage associé permet de dénombrer le nombre de phytomères $N_T$ produits sur la période $[0, T]$. Dans l'exemple ci-dessus, si l'on s'intéresse à la période $[0, T]$, on obtient $N_T = 4$. La loi de cette variable $N_T$ peut être approchée par une loi binomiale ou normale.

Ces deux lois peuvent être par exemple une loi binomiale $B(N = 9, \ b = 2/3)$, et une loi géométrique de paramètre $c = 0,5$ décalée de 4 unités (figure 2.2a), qui ont même moyenne et variance. Elles correspondent à la distribution du délai entre deux formations successives de phytomères (c'est-à-dire à la loi des variables $X_1,\ldots X_n$ sur la figure 2.1). Les deux lois tendent à donner la même loi de comptage.

À partir de la loi du processus de renouvellement, si l'on considère une période d'observation de $T = 100$, alors une fois transformée en cycles de développement, la distribution des deux processus de comptage associés $N_T$ et $N^*_T$ peut être approchés par la même loi binomiale $B(N^*, b^*)$ avec numériquement :

$$N^* \approx \frac{100}{6 \times 0{,}944} = 18$$

$b^* \approx 1 - \frac{\sigma^2}{\mu^2} = 0{,}944$

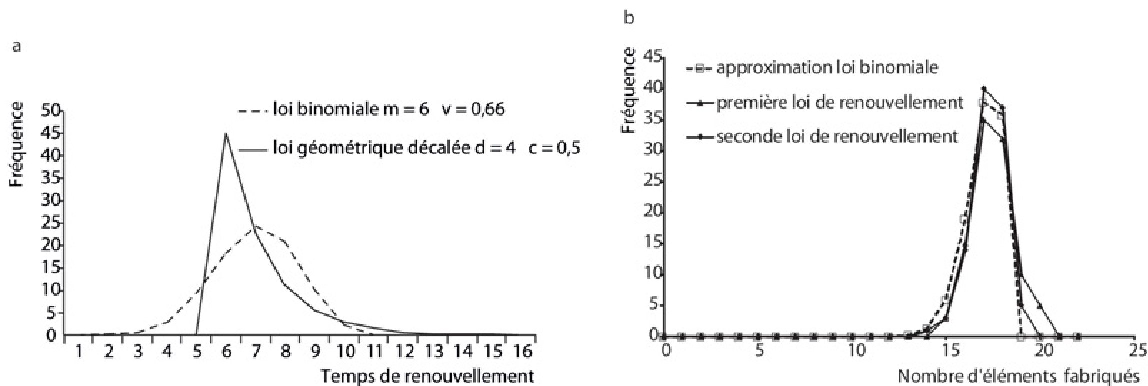



**Figure 2.2.** Exemple de deux lois de renouvellement ayant même moyenne et même variance. L'une est une loi binomiale et l'autre une loi géométrique décalée.

Les lois de comptages simulées sur 100 CD, résultant de ces deux lois de renouvellement sont proches. Elles sont bien approximées par la loi binomiale issue du processus de Bernoulli déduit de la moyenne et de la variance des deux lois de renouvellement.

La figure 2.2b montre la simulation des deux processus ($X_1, \ldots X_n$ ) et ($X^*_1, \ldots X^*_n$) sur un pas de temps de 100 CD : on compare les deux processus de comptage associés $N_t$ et $N^*_t$ , avec la loi binomiale de paramètres ($N^* = 18$, $b^* = 0{,}944$), correspondant à l'approximation de la distribution de $N_t$ et $N^*_t$ par la théorie du renouvellement. Les trois lois donnent bien des résultats similaires.

L'approximation due à la théorie du renouvellement donne la probabilité d'observer la réalisation d'un axe constitué de $K$ phytomères pour $N$ cycles de développement qui vaut :

$$P(Y = K) = C_N^K \cdot b^K \cdot (1 - b)^{N-K}$$

En conclusion, les distributions du nombre de phytomères produites sur une même période de développement par des tiges de même nature nous renseignent sur les modalités du fonctionnement des méristèmes. Même en ignorant le temps réel qu'il a fallu pour les obtenir, on peut leur associer l'information sur le nombre de cycles de développement qui les ont engendrées associé à une probabilité de fonctionnement. Le phénomène complexe du renouvellement est donc assimilé avec une bonne approximation à un processus de Bernoulli. Ainsi, dans la suite de l'ouvrage, le développement des axes sera donc toujours modélisé par un nombre de cycles de développement avec une probabilité de production d'un phytomère associée.

## Modélisation de la construction des axes végétatifs à développement continu

En architecture végétale, le développement est dit continu si les méristèmes produisent des phytomères d'une façon séquentielle sans longue période de pause intercalaire. C'est le cas général de la néoformation (chapitre 1). C'est la règle chez des arbustes comme les caféiers, les cotonniers, mais aussi des arbres comme les eucalyptus. Les axes végétatifs les plus simples ont un développement continu pendant une période indéterminée, tant qu'il n'y a pas d'avortement ou de transformation en fleur du méristème terminal. La discrétisation du temps en cycles de développement permet de traduire les variations du phyllochrone en une alternance de pause et

d'activité du méristème et de reproduire *in fine* la même distribution de phytomères produits pendant la période d'observation. Les alternances des CD de repos et d'activité des méristèmes sont de nature périodique ou/et stochastique.

### Effet du fonctionnement rythmique des méristèmes sur le développement des axes

Le rythme de fonctionnement d'un méristème a été précédemment défini. C'est un nombre *w* qui conditionne l'alternance entre les cycles d'activité et de repos des méristèmes. Par exemple, pour *w* = 0,5, un axe poussera deux fois moins vite que l'axe référencé pour *w* = 1 qui donne le développement normal. Il correspond à la série indéfinie 101010, …

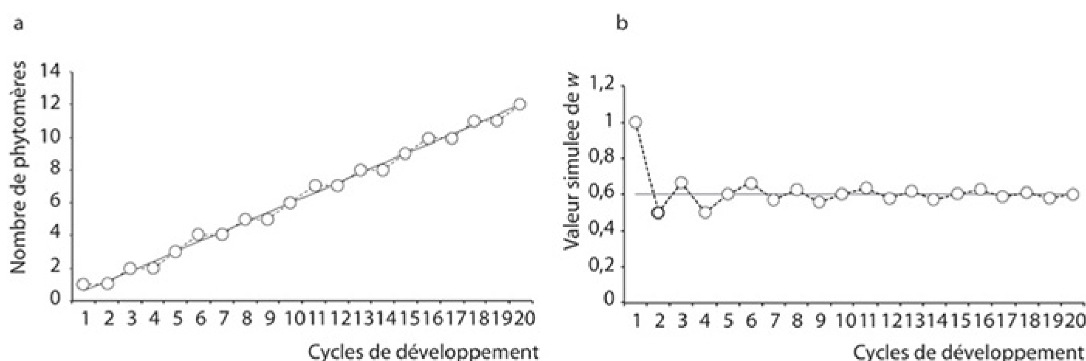



**Figure 2.3.** Rythme de développement d'un axe.

**a** : allongement en phytomères d'un axe en fonction du nombre de CD et d'un rythme *w* = 0,6. La droite représente la valeur réelle du rythme et les (◊) l'effet de la discrétisation par une suite périodique de 1 et 0. **b** : valeur du rythme mesuré comme rapport entre le nombre de phytomères sur le nombre de CD. Il faut au moins 6 cycles pour obtenir une bonne approximation de la valeur de *w*. Les premiers termes de la suite périodique de 1 et 0 associée à la valeur *w* = 0,6 est 10101101011010110101, …

À chaque valeur numérique de *w*, on fait correspondre une suite périodique alternée de 1 et 0 qui positionne les cycles d'activité (qui, eux-mêmes, correspondent à la création des phytomères) et les cycles de repos des méristèmes qui correspondent aux pauses. Le rythme simulé correspond au nombre de 1 par rapport au nombre total de cycles de développement. Il tend vers *w* avec l'accroissement du nombre de cycles. Un algorithme donne une solution pour la plus petite période possible qui caractérise *w* (en effet, la suite périodique 11001100,… engendre le même rythme que la suite 101010101,…). Cette suite contient des pauses dites structurelles dont l'emplacement est fixé périodiquement le long de l'axe de développement. Il en résulte une production cumulée de phytomères en escalier qui représente une bonne approximation discrète du rythme. Dans la figure 2.3, on simule le développement d'un axe avec un rythme *w* = 0,6 qui génère la suite périodique alternée de 1 et 0 : [10101101010110101101,…]. Plus la branche est longue, plus le rapport de rythme observé tend vers la valeur nominale *w*.

### Effet des pauses aléatoires des méristèmes sur le développement des axes

On considère une population d'axes semblables de même âge qui suivent une même loi de développement selon un processus de Bernoulli de probabilité *b* associé au méristème. À chaque cycle, un méristème forme un phytomère ou non d'une façon aléatoire, ce qui entraine des différences dans le nombre de phytomères formés d'un axe à l'autre. Au bout de *N* cycles de développement, la probabilité *b* qui contrôle le processus engendre donc une distribution de

phytomères qui est la loi binomiale *B*(*N*, *b*). Les séries de phytomères et de pauses sont distribuées selon des lois géométriques de paramètres respectifs, *b* et 1 – *b*. Si l'on note *Y*, le nombre de phytomères sur un axe, la probabilité que ce nombre soit *K*, est :

$$P\left(Y=K\right)=C_N^K\cdot b^K\cdot\left(1-b\right)^{N-K}$$

La moyenne vaut : $M = N \cdot b$ et la variance vaut : $V = N \cdot b \cdot (1 - b)$.

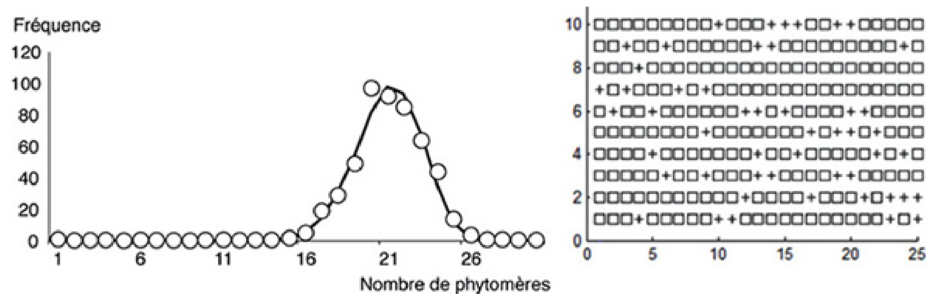



**Figure 2.4.** Pauses aléatoires des méristèmes sur le développement des axes.

**a** : comparaison entre la loi binomiale *B*(25, 0,8) et la moyenne de 500 simulations (◊) du processus de Bernoulli sur 25 cycles de développement avec *b* = 0,8. Plus le nombre de simulations augmente, meilleur est l'ajustement. **b** : détail de la réalisation des phytomères (□) ou des pauses (+) pour chaque cycle de développement (en abscisses) dans 10 simulations au hasard (en ordonnées).

Cette loi est facilement simulée pas à pas à l'aide de nombres au hasard. Par exemple, la suite alternée suivante de 1 et 0 : [11100110010011101111,…] qui a un caractère apériodique a été engendrée par un processus de Bernoulli avec *b* = 0,8 sur 25 cycles de développement.

Dans la figure 2.4, on a simulé 500 fois le processus sur 25 CD de développement. La distribution du nombre de phytomères obtenue est proche de la loi binomiale *B*(25, 0,8).

Plus *N* est grand plus la distribution est étalée car la variance croît linéairement avec la moyenne selon la relation :

$V = (1 - b) \cdot M$ (4)

À des dates fixées de stades de développement, on peut relever les moyennes et les variances des nombres de phytomères. Ces dernières se stabilisent moins vite que les moyennes en fonction du nombre de simulations (figure 2.5).

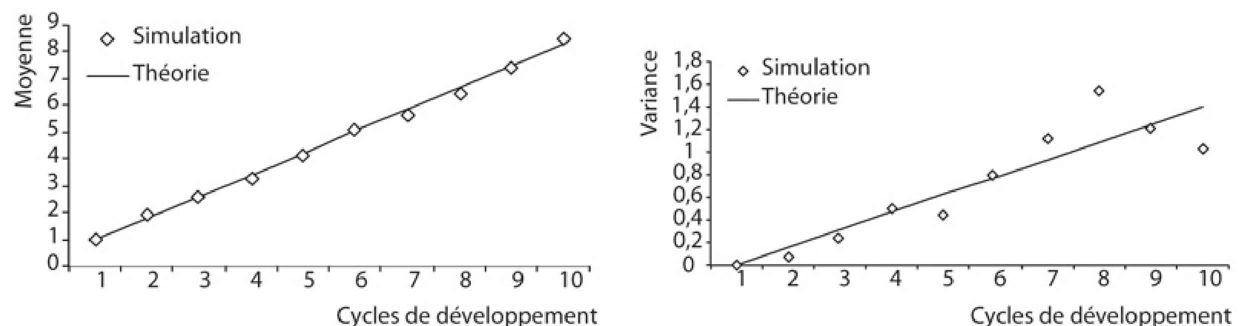



**Figure 2.5.** Évolutions des moyennes **a** et des variances **b** observées sur 10 cycles de développement pour des échantillons de 20 simulations de processus de Bernoulli avec *b* = 0,8.

Les tendances sont linéaires mais la dispersion des points augmente avec l'âge de la population.

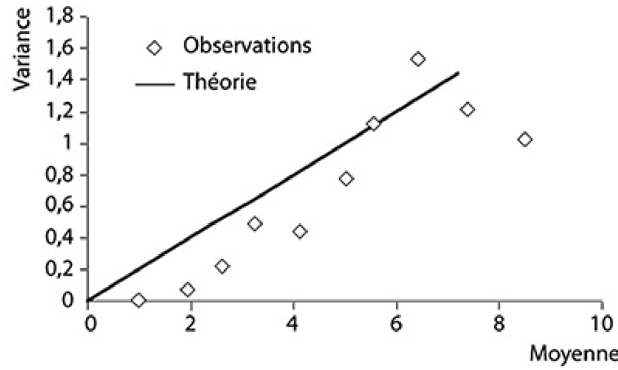



**Figure 2.6.** Liaison moyenne variance dans la simulation du processus de Bernoulli de la figure 2.5.

L'équation de la droite est $V = (1 - b) \cdot M$. Les (◊) représentent les valeurs moyennes de $M$ et $V$ pour 20 simulations par échantillon, pour tous les cycles de développement de 1 à 10.

Si on relève les couples moyennes-variances on peut tracer leur liaison (figure 2.6). Celle-ci est linéaire comme prévu par la formule 4. Notons que le modèle s'applique aussi bien avec des probabilités variables $b(i)$ en fonction des cycles. Dans ce cas, on aura pour moyenne et variance respectives :

$$M(N) = \sum_{i=1}^{N} b(i)$$

et

$$V(N) = \sum_{i=1}^{N} b(i) \cdot (1 - b(i))$$

Cette représentation est utile si la liaison entre la moyenne et la variance d'une population de tiges à différents stades de développement n'est plus linéaire.

La distribution du nombre de phytomères au cycle $N$ tend de la même façon vers une loi normale. Dans ce cas, on peut exprimer la liaison empirique entre $M$ et $V$ par une fonction $G$.

$V = G(M)$

D'un cycle à l'autre, on peut poser :

$\Delta N = 1$, $\Delta M(i) = b(i)$ et $\Delta V(i) = b(i) \cdot (1 - b(i))$ car le système est discrétisé.

On obtient la valeur des $b(i)$ et de $N$ en inversant le système ce qui donne :

$$b(i) \approx 1 - \frac{\Delta V(i)}{\Delta X(i)}$$

et

$$N \approx \sum_{i=1}^{X} \frac{\Delta X(i)}{1 - \frac{\Delta V(i)}{\Delta X(i)}}$$

On peut ainsi connaître la probabilité de développement $b(i)$ et le nombre de cycles de développement $N$ associés à un nombre moyen $X$ de phytomères.

Prenons, par exemple, la loi théorique de développement amortie $b(i) = b^i$, on montre qu'au cycle $N$, la moyenne $M$ et la variance $V$ valent :

$M_N = b \cdot \frac{1-b^N}{1-b}$ qui tend vers $M = b/(1-b)$ lorsque $N$ est grand.

$V_N = b \cdot \frac{1-b^N}{1-b} - b^2 \cdot \frac{1-b^{2N}}{1-b^2}$ qui tend vers $V = b/(1-b^2)$ lorsque $N$ est grand.

La liaison entre $V$ et $M$ est quadratique et vaut :

$$V = \frac{1-b}{1+b} \cdot \left(M + M^2\right) \quad (5)$$

De plus, la distribution engendrée par ce processus de Bernoulli variable est généralement bien approximée par une loi normale discrétisée de moyenne $M$ et de variance $V$.

### Effet de l'avortement des méristèmes sur le développement des axes

Les pauses des méristèmes ralentissent le développement des axes mais ne les arrêtent pas. L'avortement du méristème peut se produire à chaque cycle et arrête définitivement le développement de l'axe qui est alors considéré comme mort. Le processus de mortalité engendre des populations différentes d'axes, composées d'axes morts et d'axes vivants.

Les méristèmes survivent à chaque cycle de développement avec une probabilité $c$ que l'on appelle viabilité. À chaque cycle de développement, une partie de la population des méristèmes avorte et fige la sous-distribution de phytomères produits. Le chevauchement des distributions d'axes morts en rajoutant la partie d'axes vivants est une loi composée. Le cas avec la probabilité de développement $b$ et la viabilité $c$ permet de calculer la probabilité d'observer un axe mort ou vivant composé de $K$ phytomères au bout de $N$ cycles de développement selon la formule :

$$P(Y = K) = \sum_{i=K}^{N-1} (1-c) \cdot c^i \cdot C_i^K \cdot b^K \cdot (1-b)^{i-K} + c^N \cdot C_N^K \cdot b^K \cdot (1-b)^{N-K} \quad (6)$$

La moyenne $M_N^d$ et la variance $V_N^d$de la distribution de la population s'obtiennent par les formules des lois composées :

$$M_N^d = M_N \cdot b$$

$$V_N^d = M_N \cdot b \cdot (1-b) + b^2 \cdot V_N$$

$M_N$ et $V_N$ sont données par les formules (2), qui donnent finalement les moyennes et variances de la distribution :

$$M_N^d = c \cdot \frac{1-c^N}{1-c} \cdot b$$

$$V_N^d = b \cdot (1-b) \cdot c \cdot \frac{1-c^N}{1-c} + b^2 \cdot \frac{c}{(1-c^2)} \cdot \left(1 - c^N \cdot (2N+1) \cdot (1-c) - c^{2N+1}\right) \quad (7)$$

Lorsque $N$ devient grand, on peut montrer que la loi tend vers une loi géométrique de paramètre :

$$c' = \frac{b \cdot c}{1 - c \cdot (1-b)}$$

Jusqu'à présent, on a supposé que la probabilité de survie des axes était constante tout au long du développement. Cependant, cette probabilité de survie n'est en général pas constante. Au cycle $N$, on peut observer $N + 1$ classes d'axes survivants, contenant chacune de 0 à $N$ phytomères en proportion $F(0)$, $F(1)$,…, $F(K)$,… $F(N)$, $F(K)$ représentant la proportion d'axes morts au cycle $K$. Les probabilités de viabilité à chaque cycle associées sont notées respectivement : $c_1$, $c_2$, …, $c_K$,… $c_N$. Les relations entre les classes et les viabilités s'écrivent comme suit :

$$F(0) = 1 - c_1$$
$$F(1) = c_1 \cdot (1 - c_2)$$
$$F(2) = c_1 \cdot c_2 \cdot (1 - c_3)$$
$$F(K) = \prod_{i=1}^{K} c_i \cdot (1 - c_{K+1}) \quad \text{(8a)}$$
$$F(N) = \prod_{i=1}^{N} c_i$$

Les valeurs *F*(*K*) sont le résultat observable des taux d'avortements des méristèmes au cycle *K*. Pour obtenir leur viabilité il faut inverser le système, ce qui donne :

$$c_1 = 1 - F(0) \;\; ; \quad c_2 = \frac{1-F(0)-F(1)}{1-F(0)} \;\; ; \quad c_K = \frac{1-\sum_{i=0}^{K-1} F(i)}{1-\sum_{i=0}^{K-2} F(i)} \quad \text{(8b)}$$

La durée moyenne du temps de fonctionnement en cycles avant mortalité est donnée par la formule :

$$Tm = c_1 + c_1 \cdot c_2 + \ldots + c_1 \cdot c_2 \cdot \ldots \cdot c_N$$

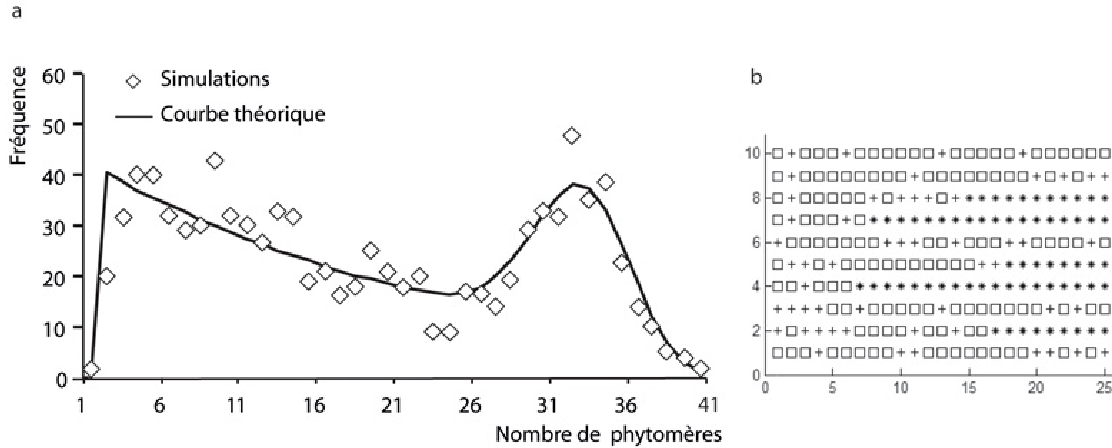



**Figure 2.7.** Simulation de la distribution du nombre de phytomères par tige pour une population de 1000 tiges sur 40 cycles de développement.

Les méristèmes fonctionnent selon un processus de Bernoulli de valeur *b* = 0,7 et avec une viabilité *c* = 0,97. **a** : la distribution des phytomères par axe est comparée à une simulation stochastique de 1000 axes. Les (◊) représentent les valeurs simulées comparées à la courbe théorique provenant de la formule (8). Le pic à droite représente majoritairement les branches vivantes et la queue à gauche celles qui ont avortées. **b** : affichage de 10 simulations d'axes végétatifs (en ordonnées) au hasard sur une durée de 25 CD. Les (□) représentent les cycles avec créations de phytomères, les (+) représentent les pauses intercalaires et les (*) les cycles après avortements.

Ainsi, à partir des observations sur l'évolution de la proportion d'axes avortés, on calcule les valeurs numériques de la viabilité des méristèmes à chaque cycle de développement.

Lorsque *c* varie la formule (6) se généralise et donne la probabilité d'observer la classe K.

$$P\left(Y=K\right)=\sum_{i=K}^{N-1}\prod_{i=1}^{K}c_i\cdot\left(1-c_{K+1}\right)\cdot C_i^K\cdot b^K\cdot\left(1-b\right)^{i-K}+\prod_{i=1}^{N}c_i.\cdot C_N^K\cdot b^K\cdot\left(1-b\right)^{N-K}$$

(9)

On obtient par simulation numérique un échantillon aléatoire d'une population de tiges de même âge dont le développement est soumis à des lois de développement et d'avortements, ce qui complète l'étude du modèle (figure 2.8).

En général, la loi de mortalité est complexe et elle évolue en forme de sigmoïde en fonction du nombre de CD. L'usage de la loi bêta donne souvent de bons résultats. Il est intéressant aussi d'ajuster le cumul de la mortalité à une sigmoïde qui peut s'ajuster à une fonction de la forme : $S(K) = 1 - \exp(-\beta \cdot K^{\alpha})$ dont les paramètres $\alpha$ et $\beta$ doivent être estimés par méthode inverse. Les formules 8a et 8b se simplifient et donnent :

$$c_K=\exp\left(-\beta\cdot\left(\left(K-1\right)^{\alpha}-\left(K-2\right)^{\alpha}\right)\right)$$

Le pourcentage de survivants à l'âge $K$ en *CD* s'écrit alors :

$$F\left(K\right)=\exp\left(-\beta\cdot\left(K-1\right)^{\alpha}\right)-\exp\left(-\beta\cdot K^{\alpha}\right)$$

## Modélisation de la construction des axes à développement rythmique

On rappelle ici brièvement les notions du chapitre 1. En architecture végétale, le développement est dit rythmique si les axes sont formés d'une succession d'unités de croissance (UC). Celles-ci correspondent à une alternance de périodes d'activité et de repos des méristèmes. Dans ce cas, des marqueurs morphologiques périodiques des arrêts de croissance délimitent les UC le long de l'axe. La structure de l'axe végétatif est donc à double échelle : il est constitué d'une succession d'UC elles-mêmes formées d'une série de phytomères dont une partie est préformée et suivie éventuellement d'une partie néoformée (chapitre 1). Les unités de croissance d'un même arbre peuvent avoir un développement synchrone (comme chez les arbres tempérés au printemps (exemple du marronnier, où toutes les UC ont une expansion simultanée) ou bien asynchrone comme chez des arbres tropicaux (exemple de l'hévéa où les UC en cours d'expansion semblent réparties au hasard dans l'arbre). Les UC de même nature ont des nombres de phytomères variables qui résultent du fonctionnement stochastique des méristèmes.

Le modèle stochastique générique de développement des axes végétatifs a été validé sur de nombreuses espèces d'arbres (De Reffye *et al.*, 2012).

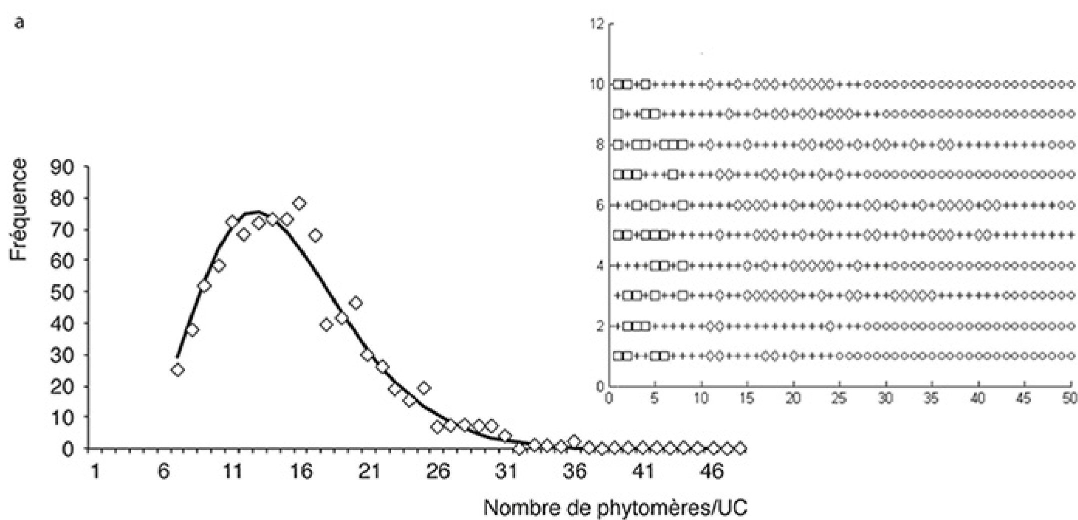
### Modélisation de la structure des unités de croissance

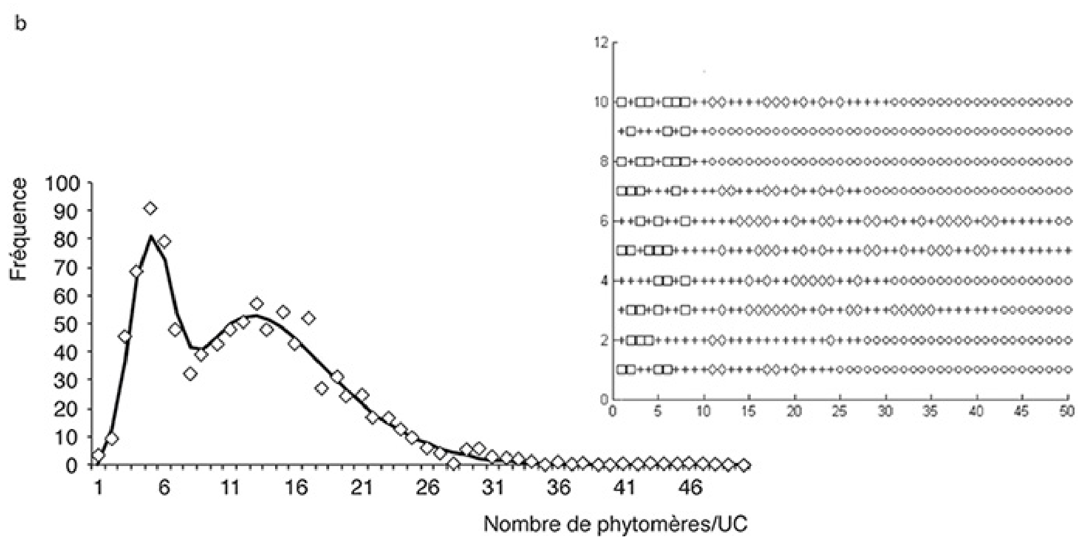
#### Cas des UC préformées dans le bourgeon

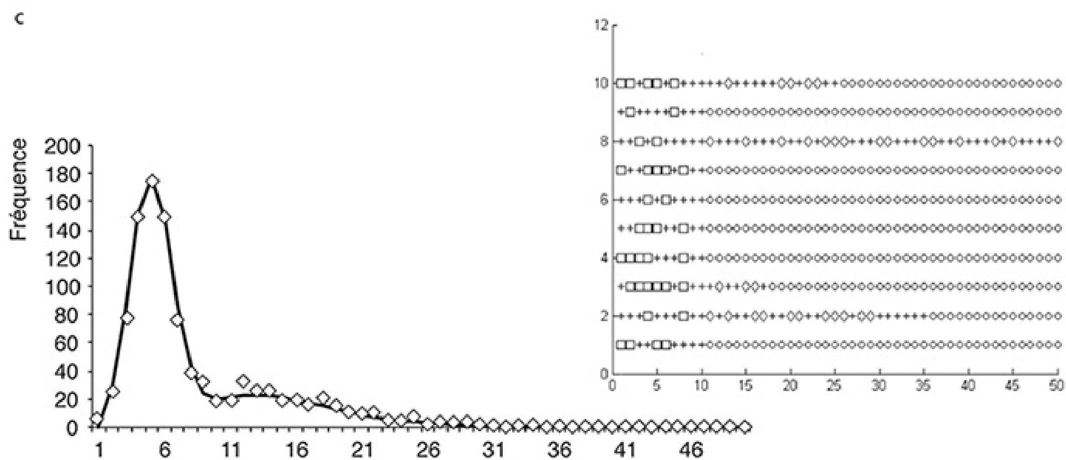
Chez de nombreux arbres (hêtre, érable, marronnier, etc.) les UC sont construites à partir de phytomères préformés dans le bourgeon au cours de la période de végétation précédente. L'analyse d'un ensemble d'UC de même nature montre que le nombre de phytomères de la partie préformée s'ajuste bien à une loi binomiale. Cela indique que le temps alloué à sa construction est constant. La variation aléatoire du phyllochrone pendant la création des phytomères embryonnaires engendre une loi binomiale.

#### Cas des UC mixtes préformées et néoformées

Chez certains arbres (abricotier, merisier, peuplier,…), l'unité de croissance est composée de deux parties : une partie préformée suivie d'une autre, néoformée. On se trouve à nouveau dans le cas de la croissance continue des axes végétatifs traitée précédemment. L'arrêt de développement de la partie néoformée, contrairement à la partie préformée, ne se fait pas sur une durée fixe mais variable, ce qui engendre une distribution en phytomères qui s'ajuste toujours bien selon une loi binomiale (positive ou négative). Cet arrêt peut être dû à une pause annuelle (cas du peuplier) ou à un avortement du méristème terminal (cas de l'orme).


a
Fréquence
Nombre de phytomères/UC


b
Fréquence
Nombre de phytomères/UC


c
Fréquence

Nombre de phytomères/UC

**Figure 2.8.** Unités de croissance mixtes comportant une partie préformée et une partie néoformée.

La durée de fonctionnement de la partie préformée est ici de 10 cycles de développement, celle de la partie néoformée est distribuée selon la loi binomiale négative *BN*(5, 0,8). Le processus de Bernoulli engendre des pauses aléatoires avec la probabilité *b* = 0,5. Trois unités de croissance constituées de parties pré et néo formées. On passe de la préformation à la néoformation avec une probabilité *a* = 1, 0,7, 0,3 respectivement dans les distributions successives. Ces figures montrent les distributions des phytomères par UC qui sont bimodales si 0 < *a* < 1. Elles sont comparées à des simulations stochastiques de 1000 UC représentée par des (◊). Les séries associées à droite représentent dix simulations au hasard (en ordonnées) avec en abscisse la nature des évènements intervenus dans la période de développement. Les (□) sont les phytomères préformés, les (◊) les néoformés. Les (+) sont les pauses intercalaires issues du processus de Bernoulli et les (o) l'arrêt du fonctionnement du méristème ce qui achève l'UC. Ce type de distribution est typique des arbres tempérés (abricotier, peuplier, etc.).

La distribution en phytomères de la partie néoformée est une loi composée. Elle est le résultat de la loi de distribution du temps d'arrêt de fonctionnement en néoformation du méristème associée au processus de Bernoulli. Si l'arrêt est groupé, la distribution est une loi binomiale positive et, s'il est dispersé, c'est une loi binomiale négative dont un cas particulier est la loi géométrique qui correspond à une viabilité constante du méristème.

Le passage de la préformation à la néoformation se fait avec une fréquence qui dépend de l'âge physiologique du méristème. En général, sans pause intercalaire, le tronc fait toujours de la néoformation et les rameaux courts n'en font jamais. Les distributions en phytomères des UC mixtes sont en général bimodales et caractérisées par six paramètres : deux pour chaque loi binomiale des parties pré et néoformée, un pour la probabilité de passage en néoformation et un pour le processus de Bernoulli. Sans suivi de croissance, on ne peut pas calculer le paramètre de Bernoulli car la composition d'une loi binomiale par le processus de Bernoulli redonne une loi binomiale. Le nombre total de phytomères d'une UC est une convolution des composantes prés et néoformées.

La figure 2.8 nous montre des simulations d'UC mixtes bimodales typiques de différents arbres tempérés dont la forme change en fonction de la fréquence du passage de la préformation à la néoformation.

## Modélisation du développement rythmique des axes

Le changement d'échelle permet d'étudier la construction des axes végétatifs comme une succession d'unités de croissance. À ce niveau, l'UC joue le même rôle dans la construction de l'axe que celui du phytomère dans la formation de l'UC, c'est un système à double échelle. Les périodes de fonctionnement des UC sont séparées par des pauses et l'on peut donc encore appliquer la théorie du renouvellement, c'est-à-dire définir une probabilité de développement, un rapport de rythme et une mortalité pour le passage d'une UC à l'autre. Selon la synchronisation du fonctionnement des méristèmes, il existe plusieurs cas.

### Distribution des phytomères par axe dans le cas des UC synchrones

Le cas des unités de croissance synchrones dans le développement de l'architecture des arbres est particulièrement simple. Tous les bourgeons fonctionnent en même temps comme pour les arbres tempérés au printemps. Les pousses préformées ont une expansion simultanée (marronnier). Il peut y avoir ensuite formation de parties néoformées dont les arrêts sont différés. Les pauses qui suivent l'arrêt du fonctionnement du méristème sont de durées inégales, mais elles sont toutes limitées par la durée fixe de la période de végétation. Dans le cas de la figure 2.9, le fonctionnement des méristèmes inscrit dans les axes végétatifs est particulièrement lisible car le

comptage du nombre d'UC constituant un axe, donne son âge en années. La distribution du nombre de phytomères d'un axe âgé de plusieurs années est une convolution de la distribution du nombre de phytomères par UC. Cette dernière est elle-même une loi composée par la distribution du temps de fonctionnement de l'UC et du processus de Bernoulli.

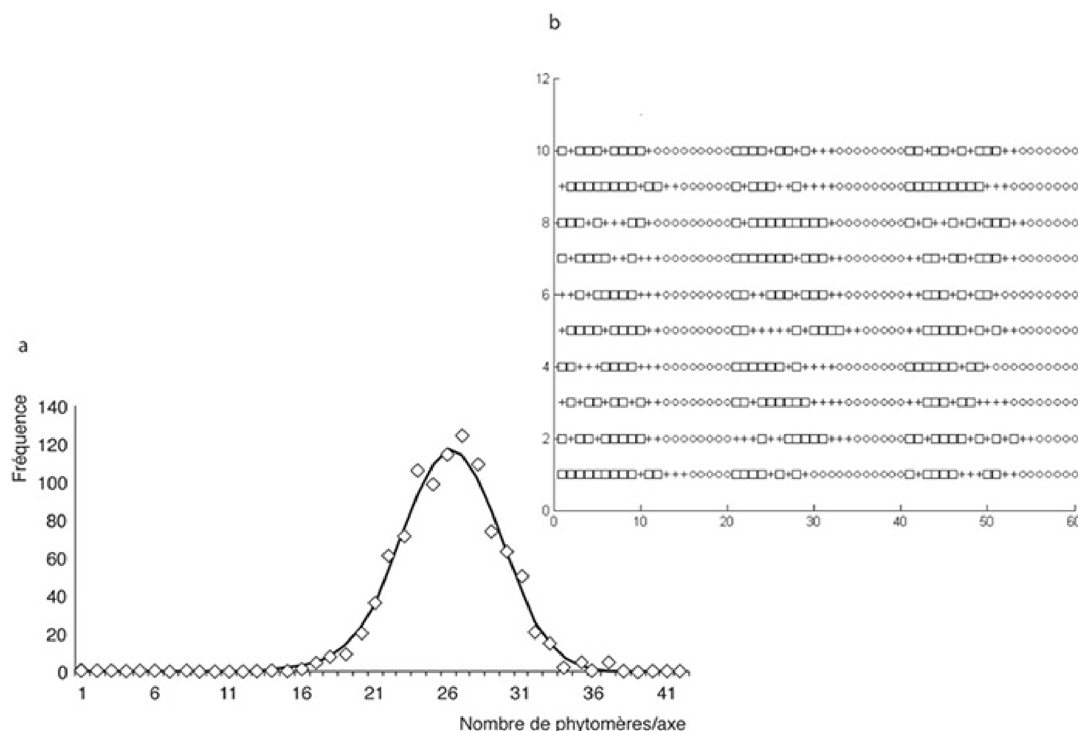



**Figure 2.9.** Distribution des nombres de phytomères dans les axes rythmiques synchrones.

Dans cet exemple, le développement des UC se fait sur une période fixe (ici 20 CD) qui représente un fonctionnement annuel. Elle est constituée de deux parties : une période variable de l'activité des méristèmes et une période intercalaire de repos qui complète l'année. La durée de la période est donnée par une loi binomiale *B*(15, 0,8). La période de repos est donc le complément de la durée de fonctionnement à 20 CD. Le paramètre de Bernoulli vaut *b* = 0,7. La distribution des phytomères par axe dont l'âge est mesurée en années (ici 3 ans = 3 x 20 CD) est aussi une loi binomiale; elle résulte de la convolution de la distribution des UC qui est elle-même une loi composée formée par la loi binomiale *B*(15, 0,8) et le paramètre de Bernoulli *b* = 0,7. **a** : la distribution des phytomères par axe, âgés de 3 ans, est comparée à une simulation stochastique de 1000 axes, représentée par des (◊). C'est une loi binomiale résultant des lois binomiales du nombre de phytomères par UC. **b** : les séries associées représentent 10 simulations au hasard (en ordonnées) sur une année (en abscisses). L'activité des méristèmes (□) est séparé par des pauses (+) intercalaires. Une période de repos (o) complète l'année. Toutes les UC sont synchronisées en début d'année.

### Distribution des phytomères par axe dans le cas des UC asynchrones

Le cas des unités de croissance asynchrones dans le développement de l'architecture des arbres montre une alternance de périodes d'activité et de repos des méristèmes sans périodicité. Comme ces périodes ont une durée variable, le nombre d'UC produites au bout d'un certain temps suit une distribution qui tend vers une loi normale dont la moyenne et la variance dépendent des moyennes et des variances des durées d'activité et de repos des méristèmes selon les prévisions de la théorie du renouvellement. Ce phénomène est courant chez les arbres tropicaux (exemple de l'hévéa). Il se produit aussi chez les arbres tempérés qui font du polycyclisme (exemple du noyer). Dans l'arbre, certains méristèmes sont en activité et d'autres au repos dans un ordre apparemment réparti au

hasard dans l'architecture. En conséquence, on ne peut pas connaître l'âge d'un axe par son nombre d'UC.

Notons $T_f$, la durée du fonctionnement et $T_r$, la durée de la pause pour un méristème. Le temps entre deux pousses successives est évidemment : $T_g = T_f + T_r$. Notons $m_f$, $v_f$ et $m_r$, $v_r$ les moyennes et variances respectives de ces deux variables aléatoires. Les durées des pauses et des fonctionnements étant supposées indépendantes, on a la moyenne et la variance du temps de renouvellement par :

$m_g = m_f + m_r$ pour la moyenne et $v_g = v_f + v_r$ pour la variance.

Si la pousse a subi $N$ phases de développement en UC, la moyenne $M_{uc}$ et la variance $V_{uc}$ du nombre d'UC fabriquées sont données par le théorème du renouvellement :

$$\mathrm{M}_{uc} = \frac{N}{m_g}$$

$$\mathrm{V}_{uc} = \frac{N.v_g}{{m_g}^3}$$

Le pas de temps de fabrication de l'UC est calculée à partir de l'approximation par la loi binomiale de paramètres $N_{uc}$ et $b_{uc}$, équation (3) :

$$N_{uc} = \frac{M_{uc}}{b_{uc}}, b_{\mathrm{uc}} = 1 - \frac{V_{uc}}{M_{uc}},$$

et la distribution de probabilité du nombre d'UC par axe est définie par :

$$P_{uc}\left(i\right) = C_{N_{uc}}^{i} \cdot {b_{uc}}^{i} \cdot \left(1 - b_{uc}\right)^{N_{uc}-i} \text{ (10)}$$

La distribution du nombre de phytomères par axe est une composition de la distribution du nombre d'UC par axe et de la distribution du nombre de phytomères par UC. En remarquant que cette dernière suit la loi binomiale $B(K_f, b_f)$, on a le nombre de phytomères $j$ par axe selon l'équation :

$$P\left(j\right) = \sum_{i=0}^{N_{uc}} P_{uc}\left(i\right) . C_{i \cdot K_f}^{j} \cdot {b_f}^{j} \cdot \left(1 - b_f\right)^{i \cdot K_f - j} \text{ (11)}$$

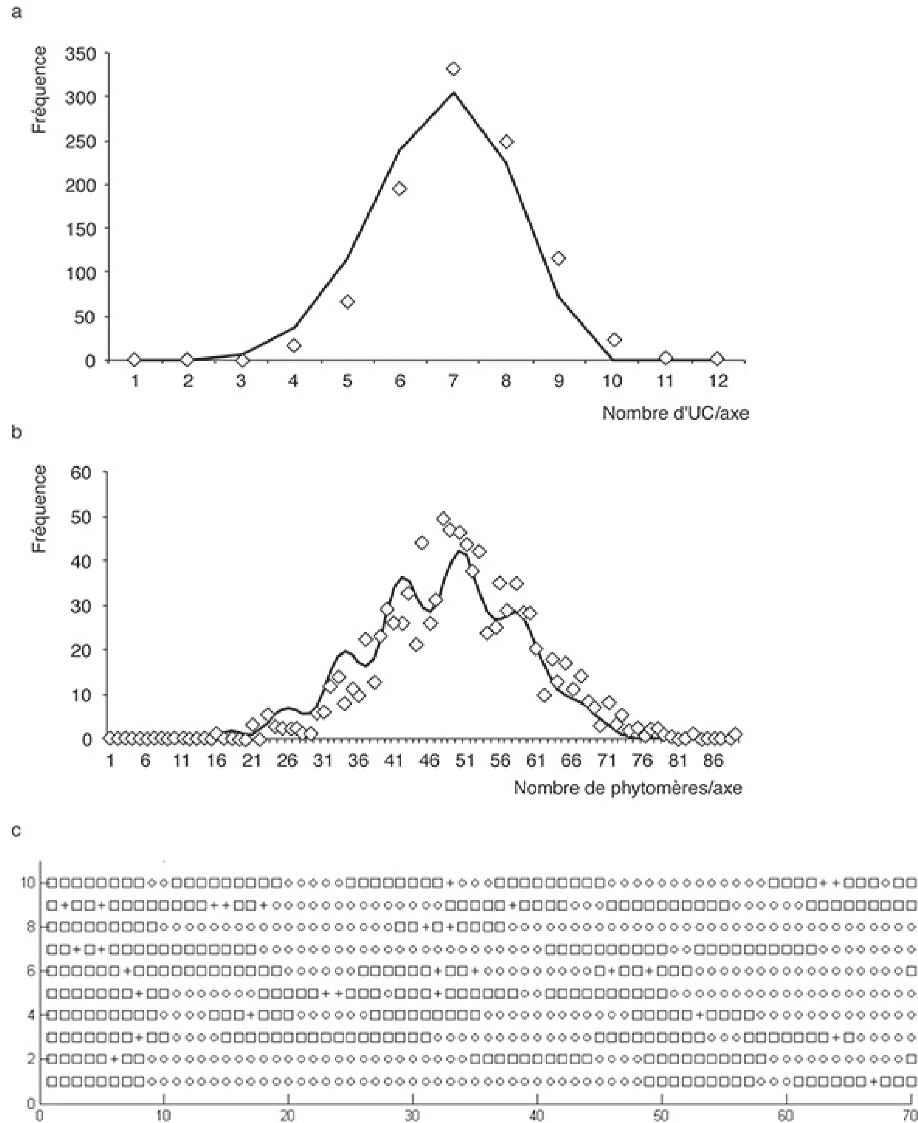



**Figure 2.10.** Distribution des phytomères dans les axes rythmiques asynchrones.

Une UC est caractérisée par une durée de fonctionnement $T_f$ suivie d'une durée de repos $T_r$, toutes deux variables, et qui suivent chacune une loi de distribution en CD. Les axes d'un âge donné en CD ont un nombre d'UC qui est distribué approximativement selon une loi binomiale déduite des distributions de $T_f$ et $T_r$. On calcule la distribution du nombre de phytomères par axe, par composition et convolution des lois $T_f$ et $T_r$. Dans cet exemple la durée de fonctionnement $T_f$ est distribuée en CD selon la loi binomiale $B$(10, 0,9) avec un paramètre de Bernoulli $b$ = 0,9. La loi de repos, qui suit le fonctionnement, est distribuée en CD selon la loi géométrique de paramètre $G$(*0*, *9*). La durée totale du développement de l'axe est fixée à 100 CD. **a** : nombre d'UC simulées (◊) et calculées par axe. **b** : nombre de phytomères simulés (◊) et calculés par axe. Des vagues apparaissent au début plus ou moins marquées selon la valeur des paramètres et qui tendront à disparaître. On constate la qualité de l'approximation fournie par la théorie du renouvellement. **c** : 10 simulations stochastiques du développement d'un axe. Les (□) sont les phytomères et les (+), pauses intercalaires qui représentent les périodes d'activité, et les (o) les périodes de repos des méristèmes. L'asynchronisme est visible (à comparer avec le synchronisme de la figure 2.9).

Un axe d'un âge donné est constitué d'un nombre variable d'UC qui suit approximativement une loi binomiale. Le nombre de phytomères formés est une loi composée des distributions du nombre d'UC associée aux convolutions de la distribution du nombre de phytomères par UC. Un exemple de ce développement asynchrone est donné en figure 2.10.

L'axe possède donc un développement stochastique à l'échelle de l'UC qui joue le même rôle que le développement de l'UC à l'échelle du phytomère. C'est un phénomène à double échelle. Le type de calcul fait à l'échelle des phytomères est appliqué à l'échelle de l'UC. Au niveau de l'axe, on peut définir une probabilité de réalisation de l'UC, une viabilité et un rapport de rythme.

L'âge de l'arbre est alors défini en nombre potentiel d'UC sur le tronc. Si le nombre moyen d'UC du tronc pour une population d'arbres de même âge est $M_{uc}$, et $b_{uc}$ la probabilité associée au développement de l'UC, l'âge de l'arbre en UC est alors $N_{uc} = M_{uc}/b_{uc}$. Le rapport de rythme s'applique également à l'échelle de l'UC.

La mortalité au niveau de l'UC correspond à une viabilité du méristème lors de la création d'une nouvelle UC. Celle-ci se déduit du pourcentage de mortalité dans une population d'axes en fonction de l'âge.

Les arbres à développement rythmique peuvent s'analyser comme les arbres à développement continu par un simple changement d'échelle en passant de l'échelle du phytomère à celle de l'UC, considérée comme un métaphytomère.

## La mise en place de la ramification

Trois phénomènes complémentaires, à caractère quantitatif, caractérisent le fonctionnement des méristèmes axillaires (chapitre 1) :

– le délai de développement des rameaux axillaires : chaque méristème axillaire suit une loi de dormance qui lui est propre selon sa position sur l'axe. Cette dormance peut être d'origine structurelle (chez les arbres tempérés les méristèmes axillaires sont dormants sur la pousse de l'année) ou aléatoire ;

– le rythme relatif du fonctionnement du méristème axillaire par rapport au méristème terminal. Les branches des espèces à développement continu poussent souvent moins vite que la tige ;

– les règles de positionnement et d'alternance le long de la tige des différents types d'axes issus de ces méristèmes axillaires mis en place lors de la construction de l'axe principal. Celles-ci sont en général bien décrites par des chaînes de Markov (Guédon *et al.*, 2003). Le plus souvent, seule l'intensité de la ramification (pourcentage de phytomères ramifiés) des différentes catégories d'axes importe en production végétale, et non pas leur mode de répartition sur la tige. Ainsi, le modèle GreenLab se focalise davantage sur le calcul du nombre d'axes mis en place plutôt que sur leur positionnement. Si nécessaire, le programme de simulation de l'architecture des plantes AmapSim (Barczi *et al.*, 2008) permet de simuler plus finement l'aspect markovien de la ramification.

### Cas de la ramification immédiate

De nombreux arbustes ont une ramification immédiate. Dans ce cas, les méristèmes axillaires fonctionnent dès le cycle qui suit la création du phytomère qui les porte ou avorte. En cas de dysfonctionnement, le méristème avorte et on observe un vide dans la série des ramifications le long de la tige.

Le taux de ramification immédiate au CD de rang $i$, noté $a_i$, est défini comme le rapport entre le nombre de rameaux mis en place sur le nombre de méristèmes axillaires présents. Ce taux varie dans la réalité en fonction de l'âge chronologique du méristème principal qui produit les méristèmes axillaires (ex : l'effet de base).

## Cas de la ramification différée

La ramification peut être différée de plusieurs cycles de développement selon une loi de retard. Si $A(i)$ est la proportion de rameaux observés qui démarrent au cycle de développement $i$ alors on calcule les probabilités d'apparition $a_i$ des rameaux au cycle $i$ en résolvant le système :

$$\begin{aligned} dA(0) &= a_1 \\ dA(1) &= (1-a_1)\cdot a_2 \\ dA(i) &= \prod_1^i (1-a_i)\cdot a_{i+1} \end{aligned} \quad (12)$$

où $dA(i)$ correspond à la fréquence d'apparition d'un nouveau rameau au cycle de développement $i$ et la valeur $A(K)=\sum_{i=0}^{K} dA(i)$ correspond au pourcentage observé de phytomères ramifiés au cycle de développement $K$. Par inversion du modèle, on calcule facilement les valeurs $a_K$ après avoir ajusté les valeurs $\sum_{i=0}^{K} dA(i)$ à une fonction empirique selon la formule :

$$1-a_K = \frac{1-\sum_{i=0}^{K-1} dA(i)}{1-\sum_{i=0}^{K-2} dA(i)} \quad (13)$$

Si les valeurs $a_K$ sont constantes, la distribution de la loi de retard suivra une loi géométrique.

En général, la loi de retard est complexe et de forme sigmoïde. Chez le caféier, les axes d'ordre 3, contrairement aux axes d'ordre 2, n'ont pas une ramification immédiate. Les valeurs de $a_K$ sont alors variables et déduites facilement à partir des observations en utilisant la formule (13). Il est intéressant d'ajuster la loi de retard de la ramification à une sigmoïde de même type que celle employée pour le cumul de la mortalité.

Notons que la formule (13) englobe tous les cas. La ramification immédiate correspond à : $a_1 = a$ et $a_K = 0$ si $K > 1$.

Il existe aussi des cimes décalées chez les arbustes. Les rameaux ne naissent sur la tige qu'au bout d'un certain retard $d$ avec $a_d = a$ si $K = d$ et $a_d = 0$ si $K \neq d$.

## Modélisation des alternances des catégories d'axes le long d'une tige

L'étude de la ramification se fait selon le rang des phytomères de l'axe, soit à partir de la base, soit à partir du sommet. La mise en place de la ramification est certainement la partie la plus complexe à modéliser dans l'architecture. Des outils statistiques basés sur les chaines de Markov permettent de décrire précisément la distribution des rameaux et sa variabilité (Guédon *et al.*, 2003). Trois points de vue sont exposés :

– le point de vue « intensité » : c'est la proportion de phytomères ramifiés selon leur rang le long de l'axe ;
– le point de vue « intervalle » : il correspond aux règles d'alternances entre les séries de types de rameaux axillaires observés le long de l'UC ;
– le point de vue « comptage » : il définit le nombre de rameaux produits par type d'axe.

Le modèle GreenLab ne s'intéresse généralement qu'au point de vue « comptage », car comme il a été explicité antérieurement, seul le nombre de phytomères produits est impliqué directement dans la production et la répartition de biomasse pendant la croissance et non leurs positions dans la

structure. Cette simplification convient généralement car toutes les reprises d'activité des méristèmes axillaires de l'axe sont synchronisées à l'exception des rameaux immédiats. Une même loi de comptage résulte de multiples combinaisons possibles de lois d'intervalles et d'intensité. La méthode la plus simple est de compter le nombre de rameaux axillaires par type sur chaque axe et d'en établir la distribution. La ramification peut être simulée par la suite selon diverses règles pertinentes (comme l'acrotonie) à condition qu'elles respectent la loi de comptage mesurée.

## Étude d'un cas théorique simple et général de ramification

Supposons qu'un axe ait $N$ cycles de développement et que tous les phytomères se réalisent (i.e. le paramètre du processus de Bernoulli est $b = 1$). On pose aussi que l'on observe un nombre $mx\varphi$ de types d'axes ramifiés (correspondant respectivement à autant d'âges physiologiques). Le type d'axe ramifié porté par le phytomère caractérise également son type. Les proportions de réalisation des types de phytomères sont notées : $P_0$, $P_1$, $P_2$,… $P_{mx\varphi}$. La proportion $P_0$ désigne l'état non ramifié du phytomère, avec : $\Sigma_{i=0,mx\varphi}\, p_i = 1$

Les types de phytomères alternent les uns après les autres selon un processus Markovien jusqu'au cycle de développement $N$. Pour simplifier, car on ne vise dans un premier temps que la production moyenne par axe, ces proportions sont transformées en probabilités, auxquelles on ajoute un couplage statistique $r$ de réplication des types entre deux rangs adjacents de l'UC.

Partant d'un type initial du phytomère, choisi par exemple selon les proportions $P_0$, $P_1$, $P_2$,… $P_{mx\varphi}$ et sur un type fixé pour le rang $x = 1$ on restera, soit dans le même type, soit on en changera pour le rang $x = 2$, etc.

La probabilité de rester dans le type $i$ vaut : $r + (1 - r) \cdot p_i$

La probabilité de transition au type $j$ ($\#i$) vaut : $p_j \cdot (1 - r)$

On s'intéresse à la moyenne et à la variance du nombre d'individus par type de phytomère produit par le processus de développement de l'axe sur $N$ cycles.

Si le couplage est nul ($r = 0$), on obtient la loi multinomiale pour la distribution des types de phytomères, avec les statistiques suivantes pour les moyennes $M_i$ et les variances $V_i$ du nombre de phytomères de type $i$.

$M_i = N \cdot p_i$

$V_i = N \cdot p_i \cdot (1 - p_i)$ et

$Cov\,(X_i,X_j) = -N \cdot p_i \cdot p_j$

Les $M_i$ s'ajustent directement aux observations car $N$ et les $p_i$ sont identifiés. Ce premier résultat assure déjà une production moyenne correcte des différents types de phytomères. Mais les variances sont sous-estimées si $r > 0$.

Si le couplage n'est pas nul, on écrit la matrice des corrélations entre deux éléments du même type situés à des rangs différents mais dans une même série :

$$[R] = \begin{bmatrix} 1 & r & \dots & r^{N-1} \\ r_i & 1 & \dots & r^{N-2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ r^{N-1} & r^{N-2} & \dots & 1 \end{bmatrix}$$

En effet, considérons le phytomère de type *i*, auquel on associe une variable *Ux* au rang *x* qui vaut 1 ou 0 avec la probabilité $p_i$. On associe de même une variable *Uy* au rang *y* (*y* > *x*).

La corrélation entre les rangs *x* et *y* (avec *x* > *y*) est par définition : $cor = r^{|x-y|}$ à cause de l'enchainement des couplages.

La moyenne des éléments produits ne dépend pas des couplages et nous avons toujours :

$X_i = N \cdot p_i$

La variance de l'élément *x* vaut : $var(Ux) = p_i \cdot (1 - p_i)$

La covariance entre les éléments *x* et *y* dans une série de même type est : $Cov(Ux,Uy) = r^{|x-y|} \cdot p_i \cdot (1 - p_i)$

La variance de la production des éléments est :

$$V_i = \sum\nolimits_{x=1,N} \text{var}\,(Ux) + 2\sum\nolimits_{x=1,N,y=1,N(x\neq y)} Cov\,(Ux, Uy)$$

qui, sous forme matricielle, est écrite :

$$V_i = p_i \cdot (1 - p_i) \cdot [\,1 \quad 1 \quad \dots \quad 1\,] \cdot \begin{bmatrix} 1 & r & \dots & r^{N-1} \\ r_i & 1 & \dots & r^{N-2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ r^{N-1} & r^{N-2} & \dots & 1 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ \dots \\ 1 \end{bmatrix}$$

En développant cette expression, nous obtenons exactement :

$$V_i = p_i \cdot (1 - p_i) \cdot \left( N + 2r \cdot N \cdot \frac{1-r^{N-1}}{1-r} - 2r \cdot \frac{1-Nr^{N-1}+(N-1)\cdot r^N}{(1-r)^2} \right)$$

En supposant que *r* n'est pas voisin de 1, les termes en $r^N$ sont rapidement négligeables lorsque *N* est grand et on obtient une formule simplifiée suffisante :

$$V_i \approx N \cdot p_i \cdot (1 - p_i) \cdot \left(\frac{1+r}{1-r}\right)$$

Note : si $r = 1$, on a : $V_i = N^2 \cdot p_i \cdot (1 - p_i)$ ce qui signifie que les tiges ne portent que des axes d'une même catégorie initiée au cycle 1.

Dans le cas d'un couplage (*r* > 0), ce procédé permet de calculer les moyennes et les variances du type de phytomères par axe. Un couplage même faible augmente fortement les variances des séries de types de phytomères et se repère donc facilement. Ainsi un couplage *r* = 0,2 augmente la variance de 50 % !

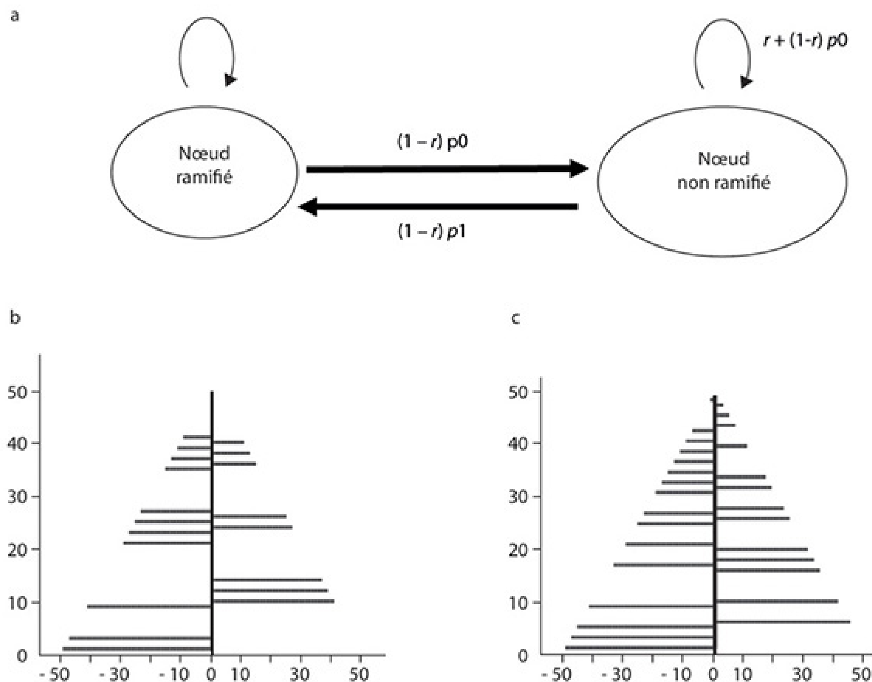



**Figure 2.11.** Système de ramification avec deux types de phytomères ramifiés et non ramifiés.

**a** : schématisation du fonctionnement de couplage sous forme d'une chaîne de Markov. **b** : une simulation avec $p0 = 0{,}5$ ; $p1 = 0{,}5$ ; $r = 0$. Le couplage est nul et la ramification est diffuse. **c** : on pose $p0 = 0{,}5$ ; $p1 = 0{,}5$ ; $r = 0{,}7$. Le couplage est fort et la ramification est groupée.

La figure 2.11 montre l'effet du couplage dans un système à deux types de phytomères, ramifié et non ramifié.

## ⏩ Validation du modèle stochastique de fonctionnement des méristèmes sur les plantes cultivées

Il s'agit ici d'ajuster le modèle de développement dans GreenLab aux mesures faites sur des plantes cultivées provenant de parcelles agronomiques. À partir de la distribution du nombre de phytomères produits par un ensemble d'axes de même type, comment calculer le paramètre de Bernoulli et la viabilité des méristèmes associés ? Une condition préalable est que tous les axes choisis aient le même âge chronologique et le même âge physiologique. Ils sont issus de graines ou de boutures qui ont germées simultanément, ou de méristèmes axillaires dont la dormance s'est levée de façon synchrone (comme chez les arbres tempérés). Sans quoi la distribution observée du nombre de phytomères ne serait pas « pure », mais serait un mélange, résultat de la composition de la loi de dormance avec le processus de Bernoulli. Ajuster des distributions statistiques aux observations en optimisant leurs paramètres est une action classique. Tous les exemples de ce paragraphe ont été traités par le programme Gloups qui met en œuvre la méthode des moindres carrés. Au chapitre 11, une méthode générique « la méthode des cimes » complète la panoplie d'outils disponibles.

## Estimation des paramètres du fonctionnement des méristèmes sur les axes à développement continu

Dans un premier temps, seul le développement des axes synchrones est considéré. Puis, l'avortement des méristèmes sera pris en compte.

### Calcul du paramètre de développement *(*processus de Bernoulli*)*

L'observation de la distribution du nombre de phytomères produits sur une même période de développement dans une collection d'axes de même type donne invariablement une courbe en cloche. L'ajustement de cette distribution par une loi binomiale donne l'âge chronologique $N$ exprimé en cycle de développement et le paramètre $b$ de Bernoulli. Toutefois, il faut s'assurer de la stabilité de ce paramètre pendant le processus de développement, en suivant l'évolution de la moyenne en fonction de la variance qui doit être linéaire.

#### Cas du cotonnier

Dans cet exemple, le développement d'une population de 50 tiges de cotonniers a été suivi sur 6 dates d'observation (De Reffye *et al*., 1988).

La liaison statistique entre la variance et la moyenne est linéaire (figure 2.12b) ce qui prouve la stabilité du paramètre $b$ de Bernoulli pendant le développement, et on trouve : $V = 0{,}18 \times M$. On a par la formule (4) : $1 - b = 0{,}18$.

La probabilité de développement vaut donc $b = 0{,}82$.

Pour le dernier stade d'observation, la distribution du nombre de phytomères par tige est ajustée à une loi binomiale (figure 2.12a). Les moyenne et variance observées valent respectivement : $M = 20{,}68$ et $V = 3{,}42$. On calcule les paramètres de la loi binomiale par :

$b = 1 - V/M$ et $N = M/b$, ce qui donne $b = 0{,}83$ *et* $N = 25$.

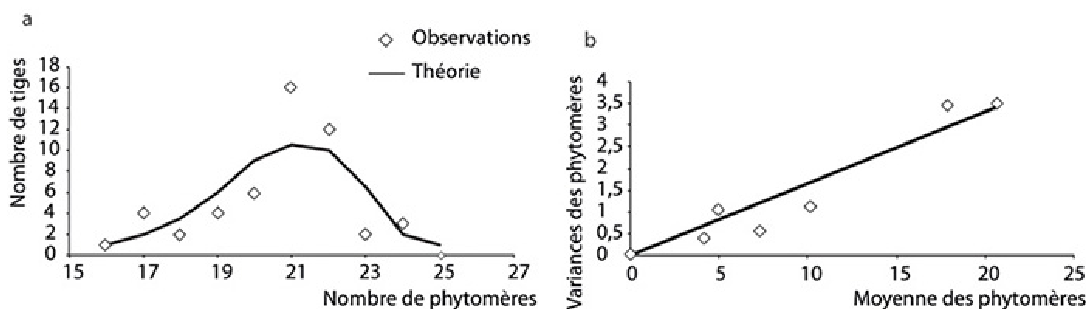



**Figure 2.12.** Distribution des phytomères par tige et liaison moyenne-variance chez le cotonnier.

**a** : ajustement de la distribution du nombre de phytomères observés sur les 50 tiges de cotonniers avec une loi binomiale. L'échantillon étant petit, on observe une dispersion des observations (◊) autour des valeurs théoriques. **b** : liaison linéaire entre la moyenne et la variance des 50 tiges de cotonniers à différentes dates de développement. Les deux figures permettent d'estimer le paramètre de Bernoulli ($b$ = 0,82) (Données Cirad-IRCT, Michel Cognée).

Le test d'ajustement de la distribution à la loi binomiale est statistiquement significatif et cette deuxième méthode fournit une autre estimation de $b$, proche de la première. On caractérise donc le fonctionnement d'une population de méristèmes de cotonniers par un nombre de cycles $N$ et une probabilité de développement $b$. Ce qui est particulièrement simple.

### Cas du caféier

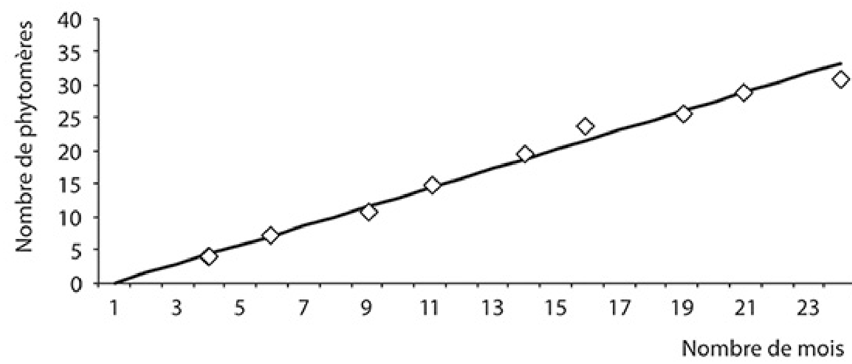
Le caféier est la première plante dont le développement a été analysé comme le résultat du fonctionnement stochastique des méristèmes (De Reffye, 1981)

L'architecture des caféiers est caractérisée par deux âges physiologiques différents pour le tronc et les branches respectivement. Comme le climat tropical humide assure des conditions environnementales peu variables, le temps calendaire est fortement lié au temps thermique et peut être utilisé pour suivre le développement de l'architecture. La correspondance linéaire entre le temps calendaire en mois et le nombre de cycles donne : $t = 0{,}56 \times N$.

Les tiges et les branches ont un développement différent. Celui des tiges, comme pour le cotonnier, est linéaire en fonction du temps et donne une valeur de paramètre de Bernoulli $b = 0{,}92$. De plus, le méristème de la tige n'avorte pas. Ainsi, la moyenne et la variance du nombre de phytomères de la tige, s'écrit en fonction du nombre de cycles (figure 2.13a et 2.13b).

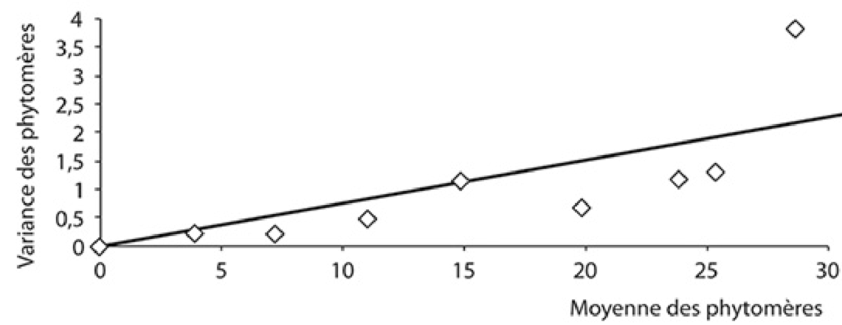
$M = 0{,}92 \times N$ et $V = 0{,}92 \times (1 - 0{,}92) \times N$

a



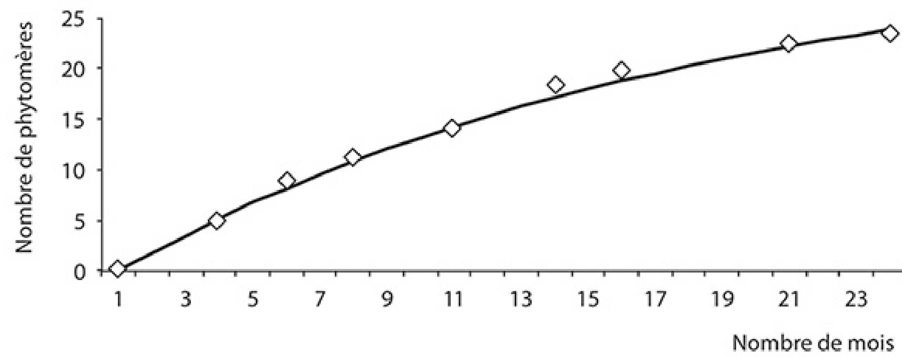
Nombre de phytomères
40
35
30
25
20
15
10
5
0
1
3
5
7
9
11
13
15
17
19
21
23
Nombre de mois


b



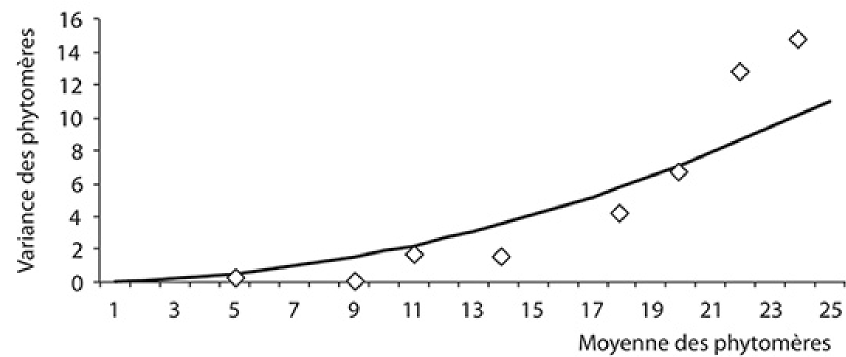
Variance des phytomères
4
3,5
3
2,5
2
1,5
1
0,5
0
0
5
10
15
20
25
30
Moyenne des phytomères


c



Nombre de phytomères
25
20
15
10
5
0
1
3
5
7
9
11
13
15
17
19
21
23
Nombre de mois


d



Variance des phytomères
16
14
12
10
8
6
4
2
0
1
3
5
7
9
11
13
15
17
19
21
23
25
Moyenne des phytomères

**Figure 2.13.** Croissance en phytomères des tiges **a** et des branches de caféiers **c** en fonction du temps calendaire (mois).

Liaisons moyenne-variance respectives **b** et **d**. Les observations (◊) sont comparées par ajustement au modèle linéaire pour les tiges et au modèle amorti pour les branches.

Au contraire les méristèmes des branches avortent en proportion croissante avec l'âge. Pour étudier le développement des branches à l'état pur on ne doit pas mélanger dans une même distribution les branches mortes et vivantes car celle-ci serait une distribution composée. Pour établir la loi de développement on ne prend en compte à chaque cycle que la distribution en phytomères des branches restées vivantes. On observe que le développement des branches ralentit en fonction du nombre de cycles et la variance présente une évolution quadratique par rapport à la moyenne (figure 2.13c et 2.13d).

Ceci est décrit par la croissance amortie, avec $b(i) = (0{,}967)^i$ estimé par l'ajustement sur les données. Le paramètre de Bernoulli est donc variable et décroît numériquement en fonction du nombre de cycles de développement.

En fonction du nombre de cycles $N$, la moyenne $M$ et la variance $V$ des phytomères des branches évoluent comme :

$$M(N) = 0{,}967\,\frac{1-0{,}967^N}{1-0{,}967}$$

et

$$V(M) = \frac{1-0{,}967}{1+0{,}967}\cdot\left(M + M^2\right)$$

La distribution du nombre de phytomères en fonction du nombre de cycles est le résultat complexe d'un processus de Bernoulli variable. La simulation, pas à pas, de la croissance redonne un ajustement correct en proportion pour les branches vivantes observées et simulées (figure 2.13b).

## Calcul de viabilité des méristèmes

Du sommet à la base d'une cime, la mortalité des branches augmente progressivement selon le rang des phytomères ramifiés de la tige à partir du sommet, jusqu'à devenir totale si la tige est suffisamment longue. Sur le caféier, on peut donner un âge moyen en CD au phytomère situé au rang $K$ sous le sommet de la tige, valant $i = K/b_1$, $b_1$ étant le paramètre de Bernoulli de la tige.

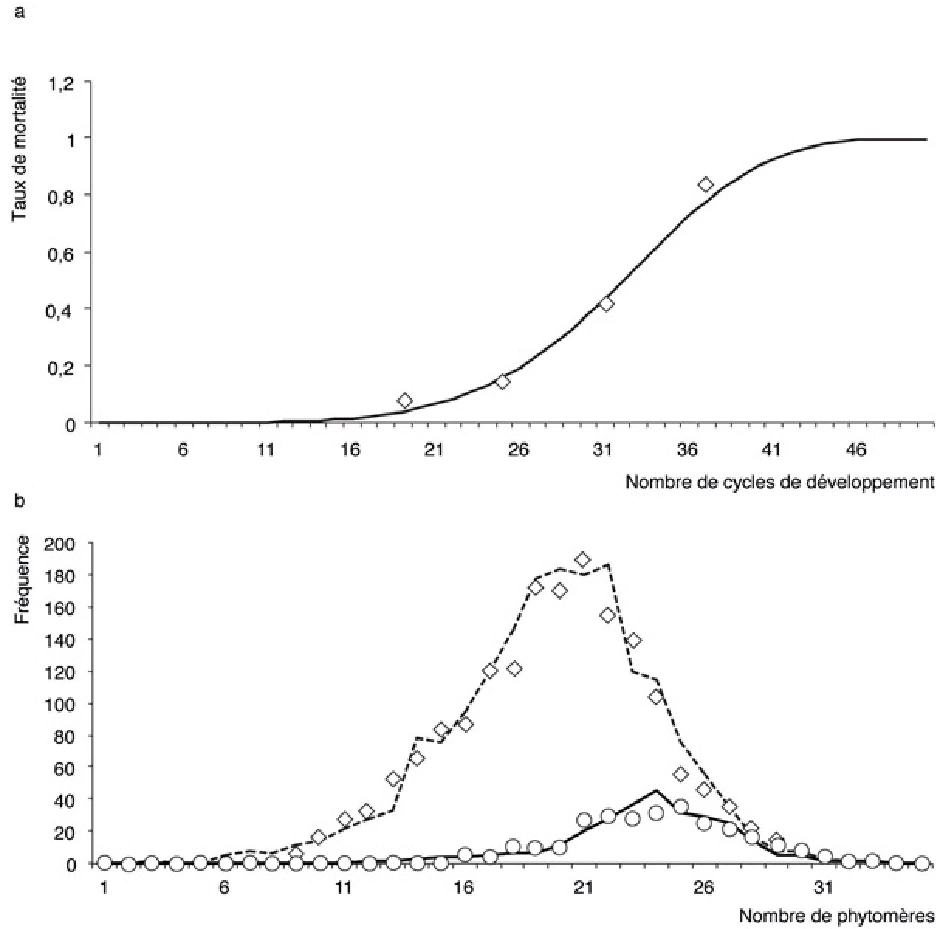



**Figure 2.14.** Viabilité des méristèmes, cas des branches d'un caféier *robusta*

**a** : taux de mortalité des branches à différents rangs de phytomères *K* du sommet (*K* = 15, 20, 25, 30). Le nombre de cycles moyens *N* à *K* rangs est obtenu par $N = K/b_1$ où $b_1$ est la probabilité liée au développement de la tige (ici $b_1$ = 0,92). Les observations sont ajustées avec la sigmoïde $S(i) = 1 - exp(-4.10^{-7}i^4)$. **b** : comparaison entre les distributions simulées et observées des nombres de phytomères entre les branches vivantes (ligne pleine et ○) et les branches mortes (ligne pointillée et ◊). La population représente environ 2000 branches âgées de 47 cycles de développement. La prise en compte du processus de Bernoulli amorti et de la loi de mortalité des méristèmes observés permet de restituer de façon satisfaisante par simulation et en bonne proportion les distributions des phytomères des axes morts et vivants.

Le relevé du pourcentage de rameaux avortés en fonction de leur rang à partir du sommet (figure 2.14a), permet d'ajuster l'évolution de la mortalité selon une sigmoïde qui donne la valeur de la viabilité des méristèmes des axes en fonction du nombre *i* de CD de développement. Dans le cas du *Coffea Canephora* étudié, cette fonction après ajustement est : $S(i) = 1 - \exp(-4.10^{-7}i^4)$.

Ce qui donne la valeur numérique $c_i$ de la viabilité au cycle *i* :

$$c_i = \exp\left(-4 \cdot 10^{-7} \cdot \left((i-1)^4 - (i-2)^4\right)\right)$$

Par ailleurs, la valeur numérique du paramètre de Bernoulli est calculée selon le paragraphe précédent par la formule : $b_i = (0{,}967)^i$. La simulation stochastique du développement d'une population de branches de caféiers dont les méristèmes ont comme paramètres de développement et de viabilité respectivement $b_i$ et $c_i$ donnent deux distributions observées d'axes morts et vivants.

Une validation expérimentale du modèle peut être effectuée en comparant les distributions du nombre de phytomères des branches vivantes et mortes sur un échantillon observé avec leurs homologues simulés avec les paramètres $b_i$ et $c_i$. On a relevé sur les caféiers 1999 branches dont 1737 mortes et 262 vivantes. L'âge de la population de branches est estimé à 47 CD. La simulation du développement d'un échantillon de branches de même âge et de même taille, en utilisant les paramètres $b_i$ et $c_i$, fournit deux distributions de rameaux morts et vivants que l'on compare aux observations (figure 2.14b). Non seulement les distributions sont très proches, mais encore les proportions entre vivants et morts sont restituées.

Un autre cas de composition de la mortalité avec le développement piloté par le processus de Bernoulli est illustré sur la distribution des phytomères des branches de bambou (figure 2.15). Les branches du bambou situées au-delà du rang 20 sous le sommet de la tige arrêtent leur développement. Mais un certain nombre avortent avant d'arriver à maturité. On obtient une distribution âgée de 22 CD, dépendant de la composition d'un processus de Bernoulli et d'une viabilité, dont les paramètres sont ici constants (Dabadie *et al.*, 1991).

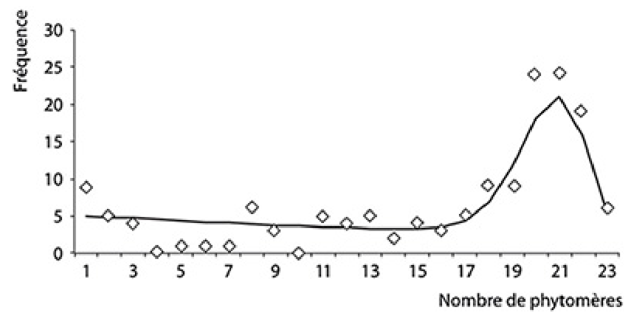



**Figure 2.15.** Distribution calculée (ligne) et observée (◊) du nombre de phytomères d'un échantillon de 150 branches de bambou.

Des avortements précoces empêchent bon nombre de branches à se développer complètement. Ce cas est une illustration expérimentale du processus théorique de la figure 2.7. L'estimation donne les paramètres : $N$ = 22 pour le nombre de cycles de développement maximum pour les branches, $b$ = 0,89 pour la probabilité de développement, $c$ = 0,97 pour la viabilité du méristème.

## Identification des paramètres du fonctionnement des méristèmes sur les axes à développement rythmique

Les unités de croissance (UC) sont mises en place par les méristèmes pendant leurs périodes d'activité, et elles sont caractérisées par une distribution statistique du nombre de phytomères. Le fonctionnement des méristèmes des axes à développement rythmique est à double échelle. Au niveau de l'axe, cela concerne les séries des UC et, au niveau des UC, les séries des phytomères. Les paramètres de cette distribution sont issus du fonctionnement des méristèmes qui simulent pas à pas le développement. Ils sont calculés en ajustant les distributions théoriques sur les distributions observées respectives, par la méthode des moindres carrés (ici avec le programme Gloups). Les nombreuses études sur les arbres tempérés et tropicaux, initiées depuis plus de 30 ans au Cirad, ont permis de valider le modèle stochastique du fonctionnement des méristèmes.

### Identification des paramètres du développement des axes avec des unités synchrones de croissance

Les nombres de phytomères par unité de croissance (UC) suivent dans tous les cas rencontrés, une distribution unimodale ou bimodale (s'il y a néoformation). Le cas unimodal correspond, soit à une partie préformée (le hêtre, le marronnier), soit à un passage obligé en néoformation à partir d'une préformation (cacaoyer). Les distributions bimodales (peuplier, merisier) proviennent toujours d'un aléa du passage de la préformation à la néoformation qui correspond à la reprise du fonctionnement du méristème, après l'élongation de la partie préformée. L'arrêt du développement en néoformation dans l'attente d'une reprise de la végétation correspond soit à un repos du méristème chez les arbres à ramification monopodiale (merisier), soit à un avortement du méristème chez les arbres à ramification sympodiale (abricotier).

### Exemples de distributions de phytomères par UC unimodales

La figure 2.16 montre des distributions unimodales de nombre de phytomères correspondant à des parties préformées (hêtre, noyer, hévéa, litchi,..). Elles sont caractéristiques de l'espèce considérée. Ces distributions s'ajustent bien à des lois binomiales. Le terme entier désigne le temps en CD nécessaire pour former la partie préformée auquel on associe la probabilité de faire un phytomère à chaque CD. Les méristèmes d'un même arbre ont ici un fonctionnement synchrone, ils commencent et s'arrêtent de fonctionner en même temps.

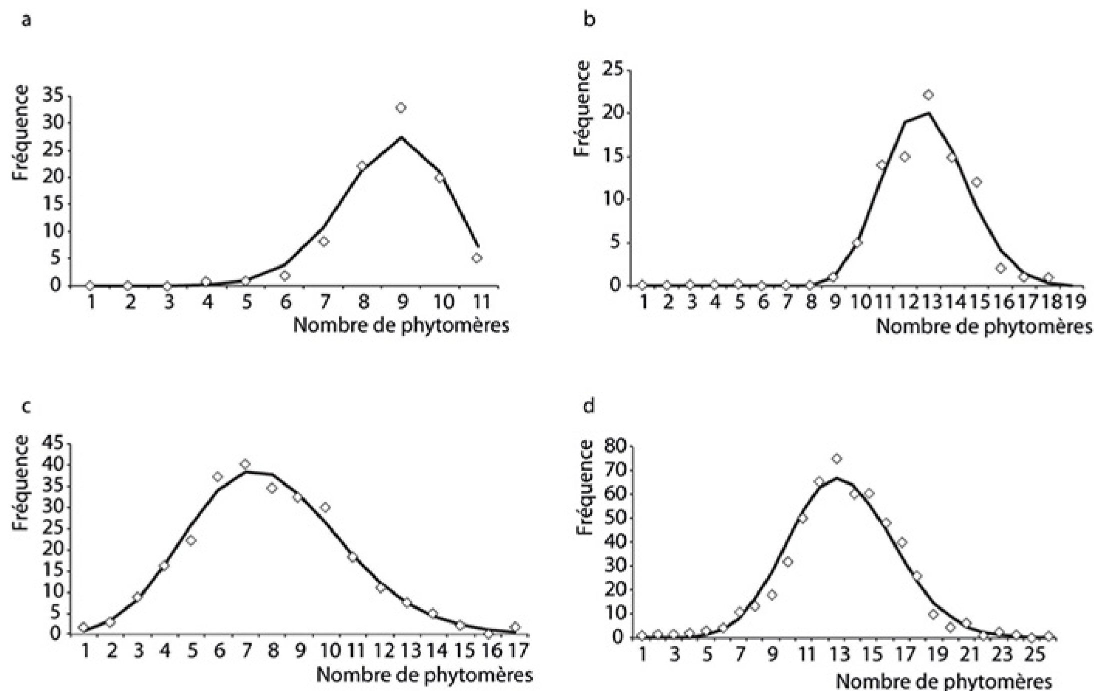



**Figure 2.16.** Exemples de distributions préformées de phytomères dans les UC issues du fonctionnement des méristèmes d'un même arbre.

Ces lois sont caractéristiques d'un processus de renouvellement sur une période fixée avec un phyllochrone (temps entre l'élongation de 2 phytomères successifs) caractérisé par sa moyenne et sa variance. Toutes ces distributions s'ajustent à des lois binomiales de paramètres *N*, *b*. Le terme *N* désigne le temps de développement de l'UC en CD et le terme *b* la probabilité de réaliser un phytomère à chaque CD (processus de Bernoulli). **a** : UC du hêtre, loi binomiale *B*(11, 0,7) (Nicolini, 1998). **b** : UC du noyer, loi binomiale *B*(17, 0,63) (Sabatier *et al*., 1998). **c** : UC du litchi, loi binomiale *B*(17, 0,23) (Costes, 1988). **d** : UC d'hévéa, loi binomiale *B*(23, 0,5) (De Reffye *et al*., 1991).

### Exemples de distributions de phytomères par UC bimodales

La figure 2.17 montre des distributions bimodales de nombre de phytomères par UC correspondant à des parties néoformées qui s'ajoutent à des parties préformées selon une certaine fréquence (illustrés ci-dessous pour le merisier, l'abricotier, le peuplier, le cacaoyer). Si les méristèmes ont une loi d'arrêt groupée en préformation, la loi d'arrêt est dispersée en néoformation ; et elle est toujours bien ajustée à une loi binomiale positive ou négative. Ces lois bimodales sont spécifiques d'une espèce d'arbre et définissent une signature. Selon l'âge physiologique du méristème, la partie néoformée peut toujours être présente (le tronc) ou absente (axes courts). La proportion néoformée décroit avec l'augmentation de l'âge physiologique.

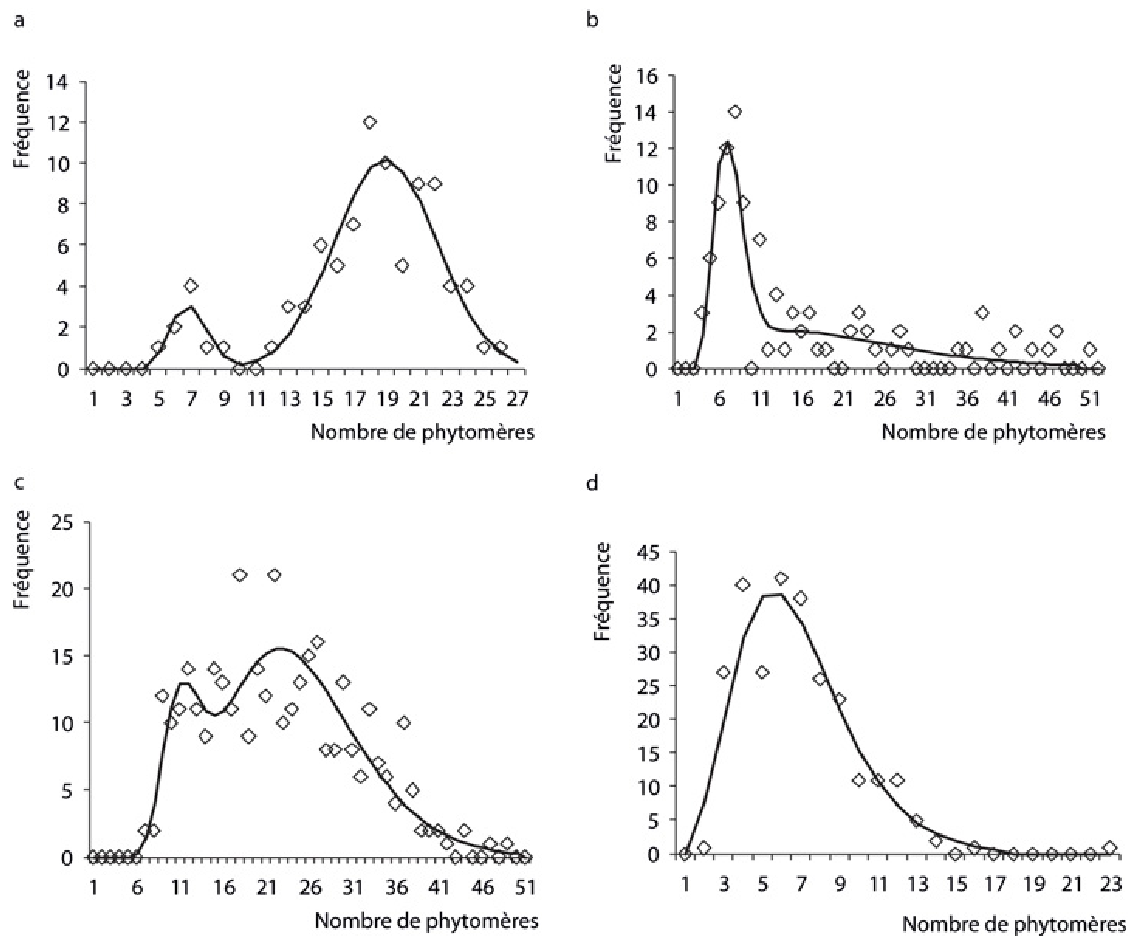



**Figure 2.17.** Distributions bimodales du nombre de phytomères des unités de croissance pré et néoformées sur les branches de quatre espèces d'arbres.

Si la préformation ne dépasse guère douze phytomères, la néoformation peut dépasser cinquante phytomères chez l'abricotier. Le pic de la préformation dans la distribution bimodale est d'autant plus visible que peu d'UC produisent une partie néoformée, il disparaît si toutes les UC font de la néoformation (cacaoyer). Plus l'âge physiologique est grand, moindre est la proportion de néoformation. Le paramétrage des unités de croissance avec néoformation nécessite cinq paramètres : ($N_1$, $b_1$, $a$, $N_2$, $b_2$) qui désignent les lois binomiales ($N$, $b$) des parties pré et néoformées et la proportion « a » de néoformation. On note $B$ le cas d'une binomiale positive et $BN$ le cas d'une binomiale négative. Ces distributions sont caractéristiques d'une espèce d'arbre. **a** : UC du merisier $B$(12, 0,45), $a$ = 0,85, $B$(20, 0,63) (d'après D. Fournier) (de Reffye *et al*., 1991). **b** : UC de l'abricotier, $B$(12, 0,46), $a$ = 0,48, $BN$(2, 0,88) (d'après Chavaneau) (de Reffye *et al*., 1991). **c** : UC du peuplier $B$(12, 0,68), $a$ = 0,86, $BN$(5, 0,76) (d'après H. Rey) (De Reffye *et al*., 1991). **d** : UC du cacaoyer, paramètres $B$(3, 0,72), $a$ = 1, $BN$(2, 0,66) (Mialet, 1990).

Ces distributions expérimentales sont de même nature que celles théoriques et modélisées dans la figure 2.8. La variabilité de ces distributions au sein de l'architecture d'une même espèce est sous

la dépendance de l'évolution de l'âge physiologique des méristèmes. C'est l'objet du chapitre 3.

### Identification des paramètres du développement des axes avec des unités de croissance asynchrones

Le fonctionnement du méristème qui met en place une nouvelle l'UC à l'échelle de l'axe est différent du fonctionnement du même méristème qui fabrique des phytomères à l'échelle de l'UC. Dans le premier cas, il s'agit de l'élongation d'une UC déjà préformée après une pause et dans le deuxième cas de la fabrication continue de phytomères. Il y a une double échelle et deux processus de Bernoulli imbriqués. On peut considérer l'UC comme un méta-phytomère. Après la transformation du processus de renouvellement des UC en processus de Bernoulli, on définit un pas de temps composé de $N_{uc}$ CD, pendant lequel on fabrique la partie préformée d'une nouvelle UC en attente d'allongement. On peut associer à ce pas de temps et à l'échelle de l'axe une probabilité d'élongation de l'UC $b_{uc}$, une viabilité $c_{uc}$ et un rapport de rythme $w_{uc}$ qui contrôlent la mise en place des UC le long de l'axe. Les UC peuvent être des entités vides et composées de $N_{uc}$ pauses en cas de pause du méristème. Si celui-ci est actif le nombre de phytomères formés dépendra de la loi de préformation, mais limité à $N_{uc}$ entités. La figure 2.18 montre sur l'hévéa que le modèle GreenLab fonctionne aussi bien au niveau de la mise en place des UC le long des axes qu'au niveau de celles des phytomères au niveau des UC. Le paramètre de Bernoulli $b_{uc}$ qui contrôle l'enchainement des UC et celui de la viabilité $c_{uc}$ sont bien identifiés. Ainsi, on définit la liaison entre la moyenne et la variance du nombre d'UC par axe de même âge chronologique, ce qui permet d'identifier le paramètre $b_{uc.}$ De même, le taux de mortalité des axes en fonction de l'âge permet de calculer le paramètre $c_{uc}$. À partir du nombre d'UC par axe on obtient le nombre de phytomères.

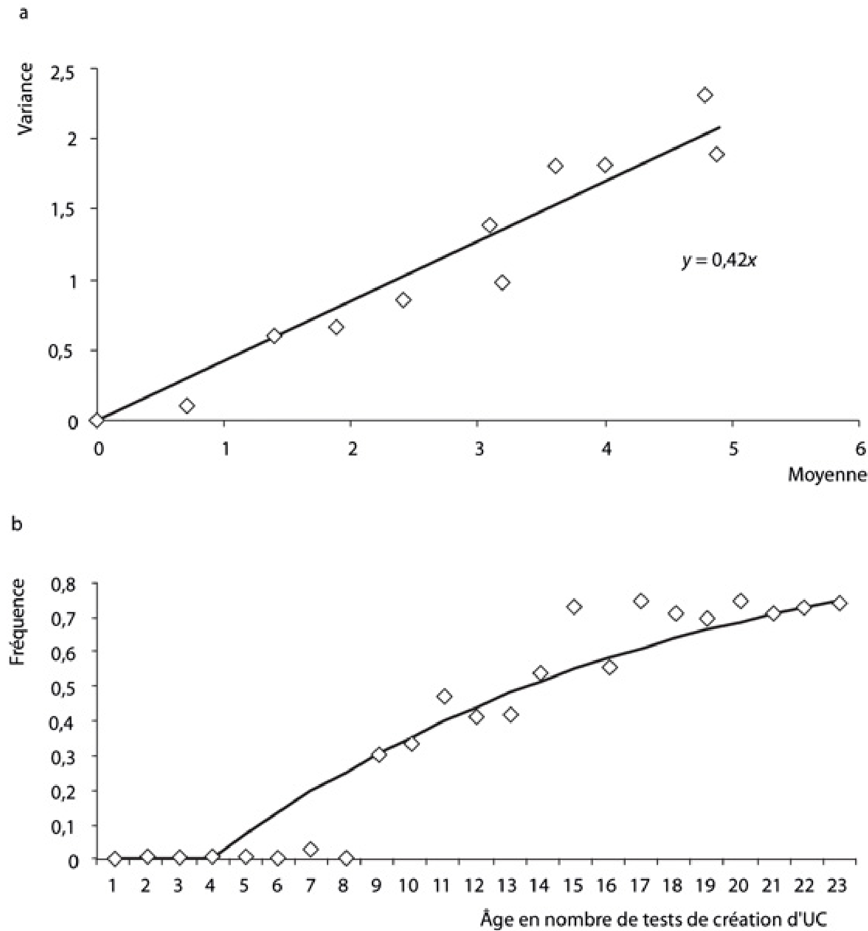



**Figure 2.18.** Fonctionnement des axes asynchrones au niveau de l'UC, exemple de l'hévéa (d'après Évelyne Costes).

**a** : liaison moyenne variance du nombre d'UC par axes en fonction de l'âge. La liaison est linéaire dans l'échantillon observé. La pente de la droite donne la probabilité de développement des UC : $b_{uc} = 0,58$. **b** : relevé observé sur un échantillon, des taux de mortalité des branches selon leur âge chronologique. La mortalité est nulle jusqu'à l'âge 4. Puis la viabilité prend une valeur constante, l'ajustement donne une viabilité $c = 0,92$. La fonction de mort cumulée s'écrit : $F(i) = 0$ , si $i \leq 4$ et $F(i) = 1 - 0,92^{i-4}$, si $i > 4$.

Pour les arbres tempérés le développement des unités de croissance est synchrone, ce qui implique dans que $b_{uc} = 1$. Seule la viabilité $c_{uc}$ introduit une composante stochastique dans la structure.

## Identification des paramètres de la ramification

La description quantitative et qualitative de la ramification est complexe. Sur chaque phytomère, il peut y avoir plusieurs types de rameaux axillaires (exemple du cotonnier avec des branches végétatives ou fructifères à l'aisselle d'une même feuille), qui peuvent avoir des fonctionnements plus ou moins retardés. D'un phytomère à l'autre le long de l'axe on peut observer des alternances de types de rameaux axillaires qui génèrent souvent une acrotonie (chapitre 1). Rappelons que dans le modèle GreenLab, qui s'intéresse surtout à la production des phytomères, ce qui compte ce n'est pas la modélisation des séquences des types d'axes ramifiés, mais c'est leur nombre, qui ne dépend que de l'intensité de la ramification et non de la position.

Parfois, la ramification est retardée selon une loi plus ou moins complexe et on calcule la probabilité de levée de dormance à chaque cycle (figure 2.19a). Souvent, c'est une proportion de nœuds ramifiés, qui peut évoluer le long de la tige (figure 2.19b). On observe « un effet de base » : le taux de ramification évolue progressivement jusqu'à se stabiliser. La plupart du temps, la ramification est immédiate à partir de la base de la tige chez les arbustes, alors qu'elle est plutôt retardée de façon à ce que la reprise de végétation soit synchrone chez les arbres.

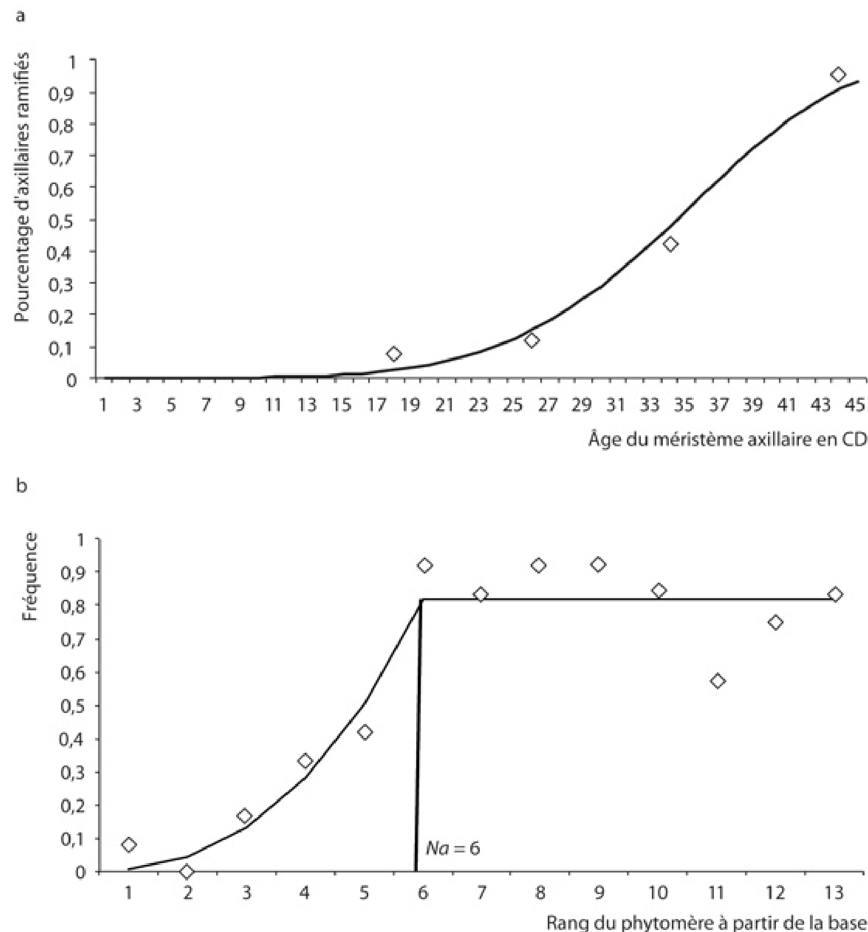



**Figure 2.19.** Variabilité de l'intensité de ramification.

**a** : la probabilité $a_i$ de ramifier à chaque cycle sur les rameaux retardés, d'ordre de ramification 3, d'un caféier est ajustée par la formule : $a_i = \exp\left(-10^{-8} \cdot \left((i-1)^{5,2} - (i-2)^{5,2}\right)\right)$. **b** : sur l'ordre de ramification 2, augmentation de l'intensité de ramification immédiate à partir de la base d'un caféier, jusqu'à stabilisation à partir du rang 6. L'intensité de la ramification $a_i$ au rang $i$ est ajustée par la formule : $\begin{matrix} \mathrm{a}_i = 0{,}82 \cdot \left(\frac{i}{6}\right)^{2,6} & i <= 6 \\ \mathrm{a}_i = 0{,}82 & i > 6 \end{matrix}$.

On peut tester l'indépendance entre rameaux axillaires pour la ramification au sein d'un même phytomère ou d'un phytomère à l'autre. Ainsi la tige de caféier présente usuellement deux branches par phytomère. On repère les couples (1, 1), (1, 0), (0, 0) qui définissent l'état de la ramification du phytomère. Sur un exemple on a relevé les fréquences suivantes des états : $N(1,1) = 96$ ; $N(1,0) = 15$ ; $N(0,0) = 39$.

La proportion d’axes ramifiés est : $a = (96\times2+15)/300$ ; d’où $a = 0{,}69$. En supposant l’indépendance du couple de branches issu d’un même phytomère, les proportions attendues sont : $N(1,1) = 71{,}4$ ; $N(1,0) = 64{,}1$ ; $N(0,0) = 14{,}4$. Ces résultats ne sont pas en accord avec l’observation qui produit trop de couples $N(1,1)$, $N(0,0)$.

La tendance est donc : soit un phytomère ramifie avec deux branches, soit il ne ramifie pas. On définit un modèle de couplage simple qui suppose une intensité de ramification $a$ et un couplage $r$ entre les réalisations selon les formules :

$p(1,1) = a \cdot (r + (1 - r) \cdot a)$

$p(1,0) = 2\,(1 - r) \quad a \quad (1 - a)$

$p(0,0) = (1 - a) \cdot (r + (1 - r) \cdot (1 - a))$

On rétablit alors exactement les proportions observées avec la valeur $a = 0{,}69$ et $r = 0{,}76$.

La méthode du couplage permet de mieux discerner les dépendances entre événements. Elle s’applique pareillement pour l’étude de la ramification de deux phytomères adjacents.

## ⏩ Méthodes d’analyse architecturale : une approche peu usitée

Les méthodes de l’analyse architecturale permettent de mettre en œuvre des mesures sur la plante qui procèdent par des échantillonnages économiques et efficaces (chapitre 11).

Cependant, malgré la bonne adéquation du modèle de développement avec la réalité botanique, force est de constater que sa dissémination est restée relativement confidentielle, bien que les citations bibliographiques ne manquent pas. La foresterie utilise des modèles empiriques qui prennent en compte des notions sommaires de dimensions de houppiers, de hauteur et de largeur de tronc à la base, suffisantes pour générer des tables de productions avec différents scénarios sylvicoles. Ces modèles ignorent les composantes élémentaires de l’architecture des arbres, comme celle d’unités de croissance.

Cependant en Argentine, un laboratoire de botanique a utilisé le modèle en collaboration avec le Cirad, sur diverses espèces d’arbres dont le *Notofagus* (Puntieri, *et al*., 1995). Le logiciel de simulation (Gro-gra), développé par W. Kurth, inclut des traits hérités du modèle Amap (Kurth, 1994). Le modèle offre une prise aux interactions des plantes avec l’environnement beaucoup plus fine, grâce au suivi pas à pas du fonctionnement des méristèmes.

À titre d’exemple, le pin sylvestre est monocyclique en Finlande, et polycyclique au sud de la France. Le nombre de phytomères par UC dépend également fortement des conditions environnementales. Les jeunes hêtres à l’ombre ne produisent que deux phytomères préformés par UC ; au soleil, ils en produisent douze. On mesure l’effet de la densité précisément avec la mortalité des axes, etc.

Il y a plusieurs raisons possibles pour cette confidentialité. L’approche est pluridisciplinaire et nécessite une collaboration entre botanistes agronomes et statisticiens. Cette condition est rarement réunie. L’accès aux données de l’architecture des plantes est parfois difficile.

Il est vraisemblable que c’est une question de temps. La nécessité de prendre plus en considération les données écophysiologiques conduira vers la prise en compte du fonctionnement des

méristèmes. Celle-ci trouve sa meilleure expression au niveau du phytomère et de l'organe, qui nécessite la prise en compte du développement architectural, avec sa forte composante botanique.

## ⏩ À retenir

La modélisation du fonctionnement des méristèmes selon des processus stochastiques permet de suivre, cycle par cycle, le développement des axes et de restituer, avec un petit nombre de paramètres, les distributions statistiques des nombres de phytomères produits sur les axes de toute la plante. Le temps est discrétisé en cycles de développement (CD). À chaque CD, un méristème peut faire une pause, produire un nouveau phytomère ou avorter. Les paramètres du fonctionnement des méristèmes peuvent être estimés par l'analyse des distributions, le suivi du développement des axes ou par mesure directe sur l'architecture (méthode des cimes, chapitre 11). Le développement peut être continu ou rythmique. Dans ce dernier cas, la distribution du nombre de phytomères par unité de croissance est caractéristique de l'espèce considérée. Celle-ci est composée généralement d'une partie préformée suivie éventuellement d'une partie néoformée. Les paramètres de ces distributions sont estimés par méthodes inverses. Ils caractérisent le fonctionnement de l'espèce dans son environnement.

Le modèle de développement de l'architecture des plantes à partir du fonctionnement des méristèmes a été validé expérimentalement sur de nombreuses espèces. À partir de l'identification des paramètres du fonctionnement des méristèmes, une simulation réaliste de l'architecture de la plante devient alors possible en y ajoutant les opérateurs géométriques nécessaires pour obtenir l'architecture en trois dimensions (3D).

Le modèle stochastique de développement est une composante de la « demande » de la plante qui est la somme des puits des organes en activité, Il permet aussi de définir le concept de « structure potentielle » (chapitres 3, 5 et 6), sans lequel l'étude des relations sources-puits au niveau du phytomère n'est guère possible. La part prise par la mortalité dans l'expression du développement architectural des plantes est essentielle dans le modèle GreenLab.

# Chapitre 3

# La simulation des structures et des architectures végétales

BaoGang Hu, Daniel Barthélémy, Philippe de Reffye

Évelyne Costes, Marc Jaeger, Pierre Dinouard, Pascal Dabadie, Michel Cognée, Dominique Fournier, Claire Chavaneau, Yves Caraglio, Hervé Rey, Sylvie Sabatier, Jean-François Barczi et Xing Zhao ont contribué à ce chapitre.

Dans ce chapitre, nous abordons la simulation des structures et des architectures végétales obtenues uniquement à partir du couplage entre le développement, qui résulte du fonctionnement des méristèmes, et les dimensions des organes mesurées empiriquement. La notion de structure est une représentation planaire de l'architecture 3D de la plante où l'accent est mis sur la description topologique de son organisation, c'est-à-dire sur les relations entre les différentes entités botaniques. À partir des connaissances sur le fonctionnement et la différenciation des méristèmes (chapitres 1 et 2), il s'agit ici d'obtenir des plantes « computationnelles » en deux ou trois dimensions qui sont le résultat du développement et de l'assemblage des axes végétatifs. Un programme informatique qui simule le développement et positionne les entités botaniques créées par les méristèmes, selon des règles géométriques. Une maquette de plante est ainsi obtenue. Elle est conforme à la plante originale et sa visualisation est fidèle à la réalité (chapitres 16 et 17).

La simulation du développement donne les nombres d'organes de différents types produits par la plante à un âge donné. Ces cohortes sont des composantes du rendement reliées au fonctionnement des méristèmes.

Les maquettes en 3D des plantes correspondent aux besoins de l'image de synthèse pour la représentation des projets d'architecture-paysagisme où le

végétal côtoie le bâti. Elles sont également utiles en agronomie pour calculer, par exemple, l'interception lumineuse d'une canopée ou sa transpiration.

Ce chapitre est divisé en deux parties.

La première partie traite de la simulation stochastique de l'architecture des plantes, basée sur le fonctionnement des méristèmes (chapitre 2) couplés à des opérateurs géométriques. C'est le couplage du développement et de l'architecture, selon un « axe de référence » (chapitre 1). De nombreuses plantes ont été analysées et simulées par ce système. Une synthèse des résultats obtenus sous la forme de maquettes en trois dimensions de plantes est présentée.

Aussi précises que semblent être les simulations informatiques, la méthode trouve ses limites. Elle n'utilise que l'aspect topologique et géométrique de la construction des structures végétales. L'âge chronologique ne figure pas explicitement, ce qui exclut toute ouverture à un moteur de croissance qui gère la production et la répartition de la biomasse dans les cohortes d'organes produites par le développement.

La deuxième partie traite de la mathématisation du modèle de développement afin d'augmenter les performances de la simulation. En gardant les mêmes hypothèses botaniques contenues dans l'axe de référence, un nouveau moteur de développement, basé sur l'automate botanique double échelle du modèle GreenLab est proposé. Cet automate qui gère à la fois les âges chronologiques et physiologiques permet de calculer directement l'organogénèse de la plante sans simuler sa structure topologique et de coupler le développement et la croissance (chapitres 4 et 5). Nous introduisons enfin le concept de structure potentielle qui contient toutes les simulations possibles d'un âge chronologique donné. Dans celle-ci, chaque entité botanique a une probabilité d'existence qui dépend des paramètres du fonctionnement stochastique des méristèmes.

## ⏩ Aspects qualitatifs et quantitatifs de la simulation du développement des plantes

« L'analyse architecturale » vise à comprendre le développement végétal d'un point de vue qualitatif (Barthélémy *et al.*, 2007). Elle s'appuie sur de nombreuses observations de terrain et fait l'objet de dessins descriptifs qui retracent les étapes de la construction de l'architecture d'une plante. La méthode est largement autonome et ne nécessite pas le concours de la physiologie végétale. La morphogenèse d'une espèce est sous le contrôle d'un programme génétique qui contraint son développement dans un « modèle architectural » qui lui est propre et montre une bonne stabilité vis-à-vis de l'environnement. Ainsi, pour chaque espèce d'arbre, on identifie une unité architecturale caractéristique de l'organisation et de l'empilement des types d'axes (chapitre 1).

On considère d'abord la structure topologique d'une plante comme le résultat du seul fonctionnement des méristèmes sans prendre en considération les relations sources-puits de la photosynthèse. Les entités botaniques (phytomères, organes) créées ne jouent alors aucun rôle fonctionnel et sont purement figuratives. La simulation du développement devient une cinétique qui reproduit les lois identifiées du fonctionnement des méristèmes. Si on supprime une branche ou des organes pendant la simulation, il n'y a pas de rétroaction, contrairement à la réalité. Les autres parties de la plante poursuivent leur développement, ce qui montre aussi les limites du système. En restituant empiriquement les formes et les dimensions des organes d'après les mesures sur la plante, l'architecture en trois dimensions de la plante peut être simulée d'une façon réaliste par des opérateurs géométriques qui prennent en compte les angles, les longueurs, etc. (chapitre 16).

Des méthodes génériques de codage des mesures effectuées sur l'architecture de la plante ont été mises au point. Ces mesures sont traitées par le logiciel AmapMod (Godin *et. al*, 1997) ou le logiciel Gloups pour identifier les processus stochastiques qui pilotent le fonctionnement des méristèmes (chapitre 2).

Les premières générations de logiciels de simulation de plantes ne visent que la production d'organes et l'architecture. C'est la structure topologique qui est concernée. Le passage par la structure chronologique avec les entités pauses n'est pas nécessaire. On extrait directement le nombre de phytomères créés par la simulation stochastique pour construire les axes végétatifs dont l'assemblage produit la structure topologique de la plante.

Avec le premier logiciel Amap, développé par Marc Jaeger (De Reffye *et al.*, 1988), les méristèmes gardent le même fonctionnement le long de l'axe végétatif. Ce logiciel est adapté à la représentation des herbacées, arbustes et jeunes arbres et il est toujours utilisé en image de synthèse. Avec le deuxième logiciel, AmapSim, développé par Barczi (Barczi *et al.*, 2008), le méristème d'un axe peut vieillir et subir des transitions d'âge physiologique (alignées selon un axe de référence). Le système est plus puissant et permet de représenter d'une façon continue les phases juvéniles, adultes et sénescentes de l'architecture des grands arbres.

## ⏩ Simulation de l'architecture des plantes avec un axe de référence

L'axe de référence (chapitre 1) est la représentation linéaire de toutes les transitions en âge physiologique que subissent les méristèmes, de la graine jusqu'à la floraison terminale (figure 3.1). Tous les axes de la plante sont contenus dans l'axe de référence. Ils naissent plus ou moins vieux selon leurs âges physiologiques initiaux, et meurent tous au même stade de différenciation ultime (sauf mortalité accidentelle).

Pour les plantes à développement continu, la création d'un phytomère caractérise une étape (un cycle) de développement. On associe, à chaque étape, un âge physiologique qui contrôle les valeurs des paramètres du fonctionnement des méristèmes et des dimensions des organes. Ces valeurs peuvent être stables ou elles peuvent évoluer progressivement d'une étape à l'autre. Dans ce système, cycles et transitions en âge physiologique sont liés. L'inconvénient de la multiplication des âges physiologiques est compensé par la possibilité d'interpoler des séries de mesures effectuées à différentes étapes du développement. Pour les arbres à croissance rythmique, une simplification importante, sans conséquence pour la simulation de l'architecture, consiste à affecter une seule étape de développement et donc un seul âge physiologique à chaque pousse annuelle. Le temps n'est pas compté à l'intérieur de la pousse. L'âge de l'arbre correspond au nombre de pousses annuelles du tronc. Le nombre de phytomères d'une pousse est directement issu de la distribution statistique observée à l'étape de développement considérée. L'axe végétatif est

représenté par une série de pousses annuelles, mais le temps n’est pas pris en compte à l’intérieur d’une pousse.

La pousse est aussi caractérisée par des séries de rameaux axillaires, généralement organisées selon la règle de l’acrotonie. Les bourgeons axillaires naissent plus vieux physiologiquement que le bourgeon principal. On affectera des « sauts » en avant dans l’axe de référence aux bourgeons axillaires (figure 3.1). Ces bourgeons fonctionneront à partir de l’étape dans l’axe de référence qui reproduit leurs fonctionnements. Suivant le saut effectué, un rameau axillaire aura plus ou moins de temps à vivre. Si le saut est local, il marquera une répétition du fonctionnement du rameau porteur et permettra de simuler une réitération. Si le saut est terminal, c’est-à-dire à la fin de l’axe de référence, il s’agira d’un rameau court à durée de vie brève, car atteindre la fin de l’axe signifie la fin du fonctionnement pour un méristème. Les organes (feuilles, fruits) ont aussi leurs places dans ce système. Ils sont issus de méristèmes que l’on positionne à la fin de l’axe de référence et sont émis sur un seul cycle de développement.

Avec l’axe de référence, l’âge physiologique des méristèmes apicaux par le jeu des transitions, rattrape l’âge physiologique des méristèmes axillaires, ce qui caractérise le vieillissement de la structure végétale. À la fin du processus, il n’y a plus de différence entre rameau porteur et rameau porté. Lorsque tous les méristèmes ont achevé leur évolution, et qu’ils ont atteint la fin de l’axe de référence, la structure est complète et ne peut plus évoluer. Pour tout âge plus petit que le nombre d’étapes de l’axe de référence, on obtient une structure en développement.

La simulation stochastique du fonctionnement des méristèmes à l’aide de nombres au hasard, permet de simuler les lois de probabilités observées et de restituer le polymorphisme des pousses annuelles. Cependant l’expression numérique de ces lois n’est connue que pour les âges du développement de la plante qui ont fait l’objet de mesures. Grâce à l’interpolation linéaire entre les valeurs obtenues sur les différents stades de développement observés, on peut suivre et simuler l’évolution du fonctionnement des méristèmes d’une façon continue pendant la mise en place de l’architecture végétale. Ce qui permet de suivre la métamorphose architecturale sur de longues périodes de développement (figure 3.1).

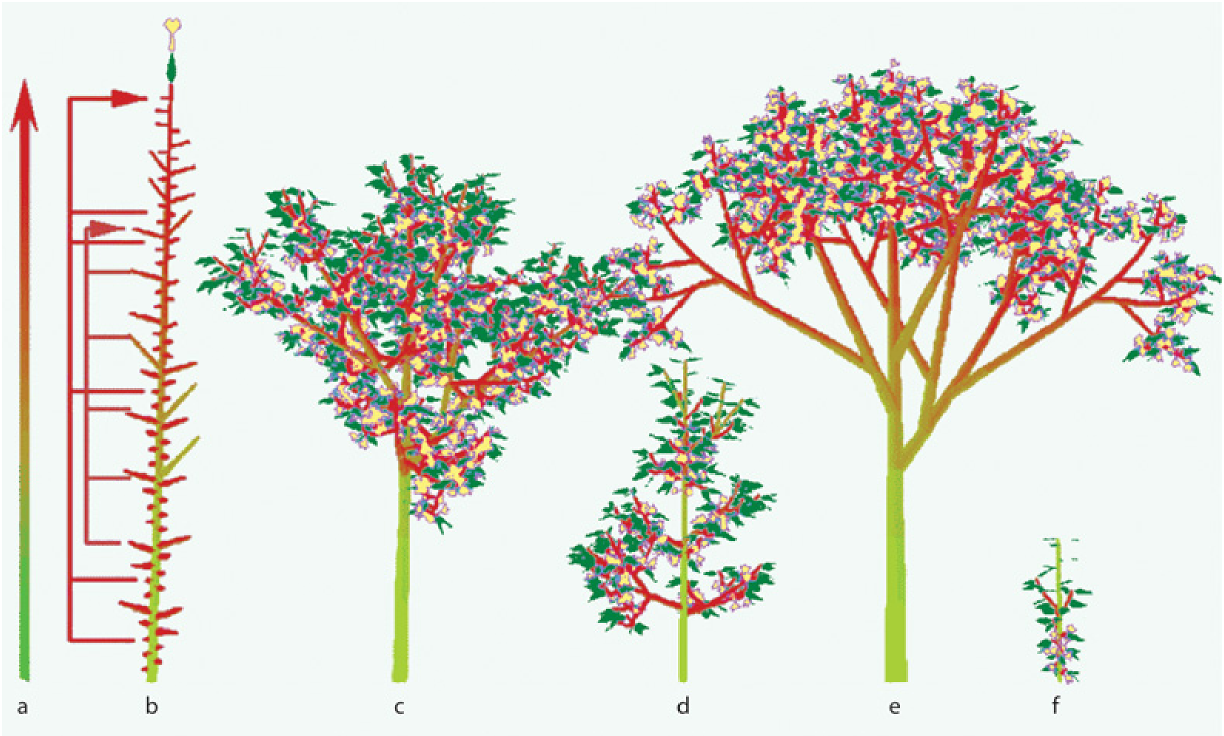



**Figure 3.1.** Métamorphose de l'architecture d'un arbre au cours de son développement sous l'effet du vieillissement des méristèmes et contrôlée par un axe de référence.

La couleur verte représente un stade végétatif initial et la couleur rouge un stade floral terminal. La différenciation des méristèmes en feuilles et en fleurs est placée au bout de l'axe de référence. On passe continûment d'un stade de différenciation initial au stade final le long d'un axe. La ramification engendre une discontinuité en âge physiologique entre axes portés et axes porteurs. Les rameaux axillaires naissent plus vieux que l'axe porteur en sautant des étapes, ce qui raccourcit aussi leur durée de vie. **a** : gradient de l'âge physiologique. **b** : axe de référence. Les sauts des axillaires sont figurés. Quatre stades de développement, **c**. **d**, **e**, **f** sont représentés. Le stade **f** est le jeune plant. Le stade **d** est l'arbre jeune avec une structure fortement hiérarchisée autour du tronc et où s'exprime le modèle architectural. Le stade **c** est caractéristique de l'apparition des réitérations qui permettent à l'arbre d'explorer l'espace. Le stade **e** est le stade de maturité. Les axes périphériques tendent vers la même morphologie (axes courts) caractérisant le stade floral terminal.

## Applications à la simulation de l'architecture des plantes cultivées

Sur plusieurs décennies, l'unité de recherche Amap a modélisé et simulé le développement de l'architecture de plantes, d'herbacées, d'arbustes, d'arbres ayant une importance agronomique pour en comprendre le

fonctionnement et en dégager si possible des facteurs d'amélioration en sélection végétale et dans les méthodes culturales. Les principales publications sur les résultats sont citées dans ce chapitre. Pour chaque plante, on ne rappelle ici que les caractéristiques essentielles. La simulation en trois dimensions de l'architecture donne une vision synthétique du fonctionnement des méristèmes. Les chapitres 2 et 11 détaillent les algorithmes de calcul appliqués à ces plantes (méthode des cimes).

## Simulation de l'architecture du cotonnier

Le cotonnier (*Gossypium hirsutum*) est un arbuste dont la culture est annuelle. Il possède deux âges physiologiques. La tige (âge physiologique 1) présente une croissance continue, dont chaque nœud ramifie. Elle porte à sa base des branches végétatives qui sont des réitérations, puis des rameaux fructifères (âge physiologique 2) à ramification sympodiale. Chaque module fleurit et donne naissance à un module fils. Pour simplifier, on fait un axe à ramification immédiate de cette succession en série de modules. Les paramètres du développement du cotonnier ont été publiés par De Reffye (1988). L'identification des paramètres du fonctionnement des méristèmes a été effectuée sur un échantillon de 50 plantes de la même variété. Les tiges et les branches ont un rapport de rythme et des processus de Bernoulli séparés. Les branches végétatives ont un développement retardé, dont la loi est identifiée sur l'échantillon. Les mesures complémentaires portant sur la géométrie de la plante permettent de simuler des plantes stochastiques conformes à la variabilité naturelle (figure 3.2).

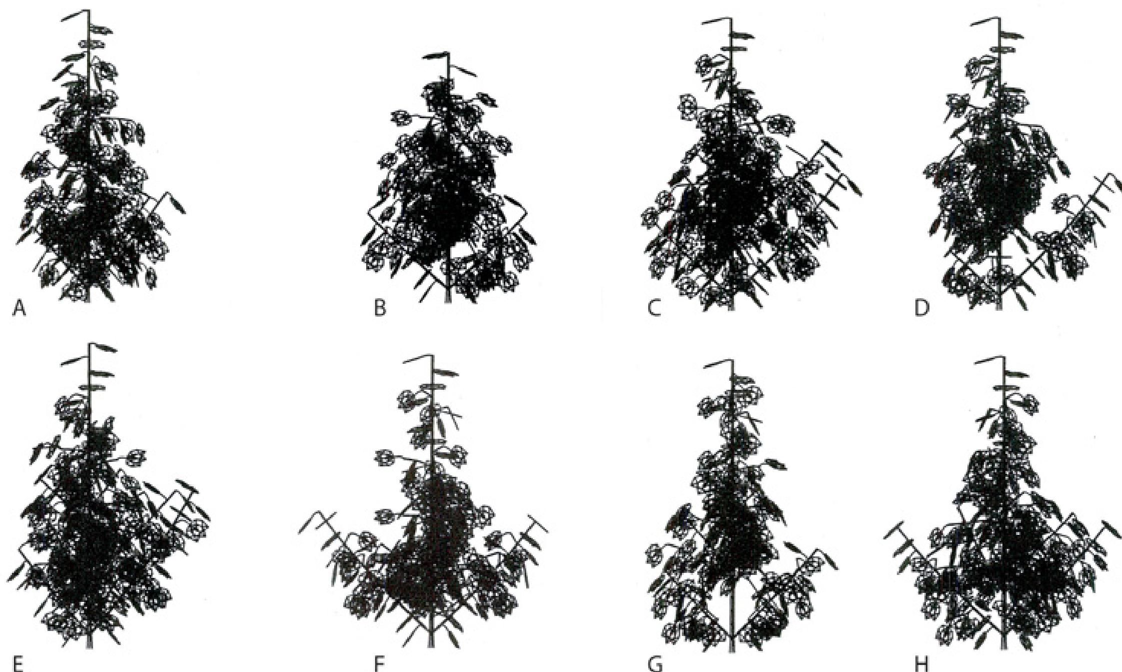



**Figure 3.2.** Huit simulations aléatoires d'une variété de cotonnier.

Le port est pyramidal. On distingue à la base les branches végétatives dont la loi de ramification retardée donne des développements très variables.

## Simulation de l'architecture du caféier

Le caféier (*Coffea canephora*) est un arbuste dont la culture est pérenne. Il possède deux âges physiologiques. La tige orthotrope (âge physiologique 1) a un développement continu et indéfini, chaque phytomère porte deux feuilles et potentiellement deux branches plagiotropes auxquelles on attribue l'âge physiologique 2. Ces branches dont la ramification est immédiate ont un développement continu qui est tronqué par une mortalité qui s'accroît avec l'âge de la branche. Des méristèmes surnuméraires peuvent donner naissance à des réitérations de la tige. L'espèce étudiée est un *Coffea canephora* cloné. Les méristèmes des tiges fonctionnent selon un processus de Bernoulli classique. Les méristèmes des branches ont un fonctionnement plus complexe. D'une part, on met en évidence un rapport de rythme et d'autre part, les paramètres de Bernoulli et de viabilité sont variables (De Reffye, 1979, 1981). L'identification des paramètres du fonctionnement des méristèmes a été effectuée sur un échantillon de 250 plantes du même clone. La simulation de l'architecture prend en compte

tous les paramètres du fonctionnement des méristèmes identifiés sur la plante, auxquels on ajoute les organes avec leurs formes et leurs dimensions tels qu'ils ont été mesurés (figure 3.3).



**Figure 3.3.** Simulations de *Coffea canephora*.

**À gauche** deux simulations aléatoires de tiges d'un clone de *Coffea canephora* (logiciel AmapSim). On remarque l'effet de la mortalité des méristèmes des branches qui produit un élagage naturel. L'amortissement du paramètre de Bernoulli des branches donne un port colonnaire. **À droite**, simulation du même caféier avec des réitérations basales, tel qu'il est cultivé.

## Simulation de l'architecture du merisier (stade juvénile)

Le merisier (*Prunus avium*) est un arbre dont le développement est rythmique, les axes sont constitués d'unités de croissance dont le fonctionnement est synchrone. Tous les méristèmes de l'arbre mettent en place une nouvelle unité de croissance (UC) à chaque printemps et la mortalité est absente dans la phase juvénile. L'aspect stochastique se concentre sur la formation des unités de croissance qui dépend fortement de l'âge physiologique du méristème édificateur.

Le développement du merisier est monopodial. L'arbre possède quatre catégories d'axes (donc quatre âges physiologiques). Les unités de croissance sont composées de phytomères pré- et néoformés. La distribution du nombre de phytomères par unité de croissance le long d'un même axe est stable si on ne considère que le stade juvénile du

développement. Le taux de passage en néoformation donne un aspect bimodal aux distributions, et dépend de l’âge physiologique de l’axe. La ramification est caractérisée par une forte acrotonie. Les UC du tronc et des branches portent des axes courts dans leur partie médiane. Toutes les unités du tronc font de la néoformation. Les axes courts n’en font pas. Les parties préformées et néoformées sont bien ajustées à des lois binomiales positives, ce qui caractérise des arrêts groupés du fonctionnement des méristèmes (figure 3.4a ; Fournier, 1989).

Une simulation stochastique de l’architecture du merisier est simulée sur 10 ans (figure 3.4b). Le port de l’arbre est pyramidal et régulier grâce au développement monopodial, et à la distribution du nombre de phytomères par unité de croissance relativement groupée dans chaque catégorie d’axe.

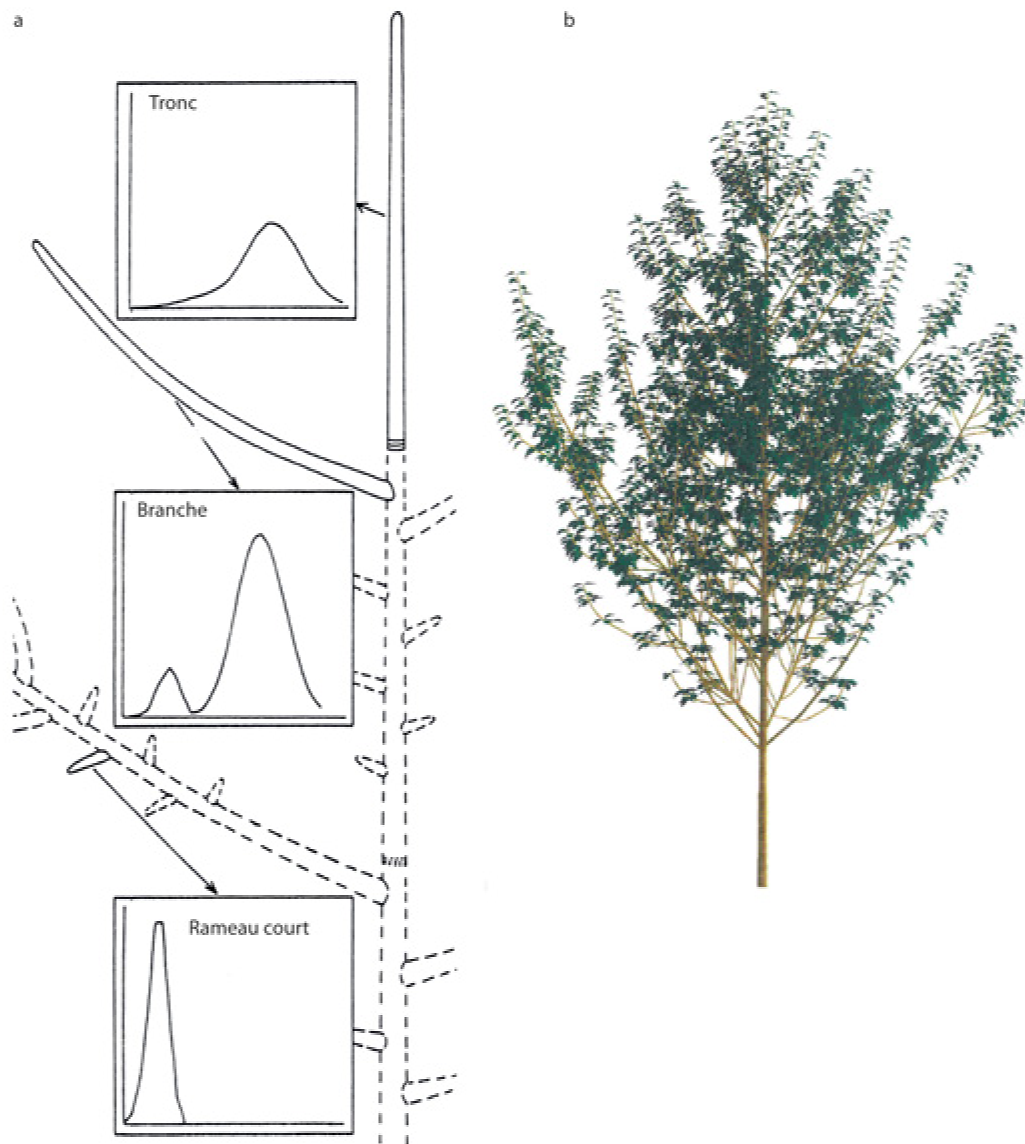



**Figure 3.4.** Simulation de l’architecture du merisier.

**a** : distribution du nombre de phytomères des unités de croissance d’un merisier, selon leur position dans l’architecture de l’arbre (d’après Fournier, 1989). Les axes courts sont présents sur tous les ordres de ramification et ne font que de la préformation. Les axes longs (tige et branches) font de la pré- et de la néoformation, mais le taux de néoformation dépend du type d’axe. Les distributions modélisées sont représentées en trait plein sur les trois graphes. **b** : simulation d’un merisier à 10 ans, d’après les paramètres estimés (logiciel Amap).

## Simulation de l’architecture de l’abricotier (stade juvénile)

Le développement de l'abricotier (*Prunus armeniaca*) est sympodial. Les méristèmes terminaux avortent systématiquement après la mise en place de l'unité de croissance. Les axes s'édifient grâce à des relais axillaires successifs en position subterminale chaque année. Les UC ont une distribution bimodale du nombre de phytomères, sauf pour les axes courts qui ne font pas de néoformation et qui sont présents sur tous les ordres de ramification. La distribution du nombre de phytomères préformés suit une loi binomiale positive ; celle des phytomères néoformés s'ajuste à une loi binomiale négative, ce qui est caractéristique d'un arrêt de développement des axes étalé dans le temps. Le nombre de phytomères néoformés d'une unité de croissance relais est très variable (de 1 à 100 phytomères). Le taux de passage en néoformation qui donne un aspect bimodal aux distributions dépend de l'âge physiologique des axes. Les plus vigoureux font systématiquement de la néoformation (Chavaneau, 1989).

Une simulation stochastique de l'architecture de l'abricotier simulée sur 6 ans est présentée (figure 3.5b). Le port de l'arbre est en boule et irrégulier du fait du développement sympodial et de la distribution du nombre de phytomères par unité très étalée dans la catégorie des axes relais.

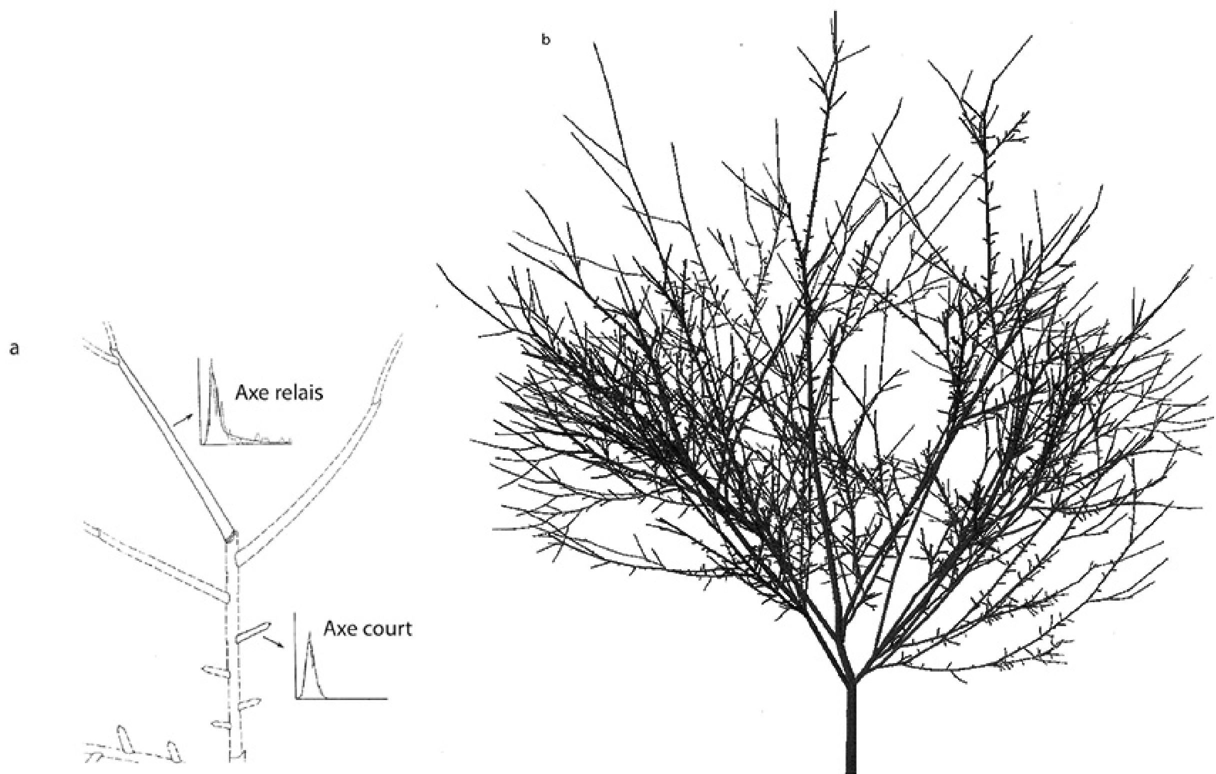


**Figure 3.5.** Simulation de l'architecture de l'abricotier.

Les axes courts sont présents sur tous les ordres de ramification, selon la règle de l'acrotonie. La ramification des axes est sympodiale et les axes se construisent par relais successifs après avortement du méristème terminal. La partie préformée des unités de croissance suit une loi binomiale positive et la partie néoformée, une loi binomiale négative très étalée. Les axes courts ne font que de la préformation. Les données observées (pointillés) sont ajustées aux distributions modélisées (trait plein).

## Simulations des architectures du litchi et de l'hévéa

Alors que les pousses des arbres tempérés sont synchrones, celles des arbres tropicaux sont souvent asynchrones. Les reprises de végétation (appelées *flushs*) ne concernent qu'une proportion des méristèmes en activité, les autres restent dormant.

Les litchis (*Litchi chinensis*) issus de boutures apparaissent comme un empilement sympodial d'unités de croissance indifférenciées dont la distribution du nombre de phytomères par unité de croissance suit une même loi binomiale (chapitre 2) (figure 3.6a, Costes, 1988).

Chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis*), le développement est monopodial et asynchrone. Le fonctionnement des méristèmes se fait sur une double échelle qui contrôle la mise en place des unités de croissance dans la construction des axes et le nombre de phytomères par UC. L'unité de croissance se comporte comme un méta-phytomère qui possède son rapport de rythme, son processus de Bernoulli et sa viabilité (chapitre 2). Les distributions de phytomères dans les unités de croissance qui sont préformées suivent une même loi binomiale (figure 3.6b, Costes, 1990).




**Figure 3.6.** Simulations stochastiques de deux architectures d'arbres tropicaux asynchrones au stade juvénile de développement.

**a** : bouture de litchi. L'arbre a une ramification sympodiale. **b** : hévéa. L'arbre a une ramification monopodiale, hiérarchisée en type d'axes.

## Simulation de l'architecture de l'orme du Japon

L'orme du Japon (*Zelkova serrata* Keaki) a fait l'objet d'une étude particulièrement détaillée (De Reffye, 1991). L'analyse architecturale a porté sur plusieurs ormes du Japon poussant dans des conditions isolées dans des parcs. Les observations et les mesures ont porté sur des individus âgés de 1, 2, 4, 10, 25 et 100 ans, ce qui a permis d'observer sur une longue période l'évolution du fonctionnement des méristèmes.

### Description botanique du développement architectural de l'orme du Japon

L'arbre est un empilement d'axes plagiotropes. Comme pour l'abricotier, l'architecture du jeune Keaki peut être décomposée en deux types de rameaux qui dérivent les uns des autres par une ramification sympodiale et

qui se répartissent d'une façon acrotone du sommet à la base des axes porteurs :

– les rameaux longs (immédiats ou différés) qui forment les relais et qui se situent sur les quatre premières aisselles foliaires situées au sommet des unités de croissance. Ils sont constitués par une succession sympodiale de pousses annuelles polycycliques pré- et néoformées dont chacune est potentiellement composée le plus souvent de deux ou trois avec un maximum de 5 unités de croissance. Ce sont eux qui forment la charpente de l'arbre ;

– les rameaux courts qui ont un développement différé d'un an et qui naissent dans la partie basale de l'UC ; ils sont constitués par une succession de pousses annuelles monocycliques préformées. Ils assurent l'essentiel de l'assimilation photosynthétique et porteront les organes reproducteurs lorsque l'arbre arrive à maturité.

### Modélisation du fonctionnement des méristèmes de l'orme du Japon

Il est possible de décrire finement la constitution des pousses annuelles d'un arbre sur sa périphérie, pour chaque date de mesure sélectionnée. Le port de l'arbre étant en éventail, les pousses périphériques à l'extrémité des branches maitresses sont autant d'échantillons homogènes issus du même fonctionnement stochastique des méristèmes. Pour chaque date de prélèvement, on obtient les paramètres du fonctionnement. Les valeurs intermédiaires seront calculées par interpolation.

Le keaki offre la panoplie la plus complète des diverses possibilités d'expressions du fonctionnement des méristèmes (figure 3.7). Les pousses annuelles sont polycycliques (jusqu'à cinq cycles), les rameaux longs peuvent être anticipés ou retardés, les unités de croissance font de la néoformation. La distribution du nombre de phytomères par unité de croissance est de même nature que chez l'abricotier. La partie préformée correspond à une loi binomiale positive avec en moyenne 12 phytomères et la partie néoformée à une loi binomiale négative très étalée, qui peut produire plus de 60 phytomères. Le long des branches maitresses de la base au sommet de l'arbre, on assiste à un vieillissement des pousses annuelles.

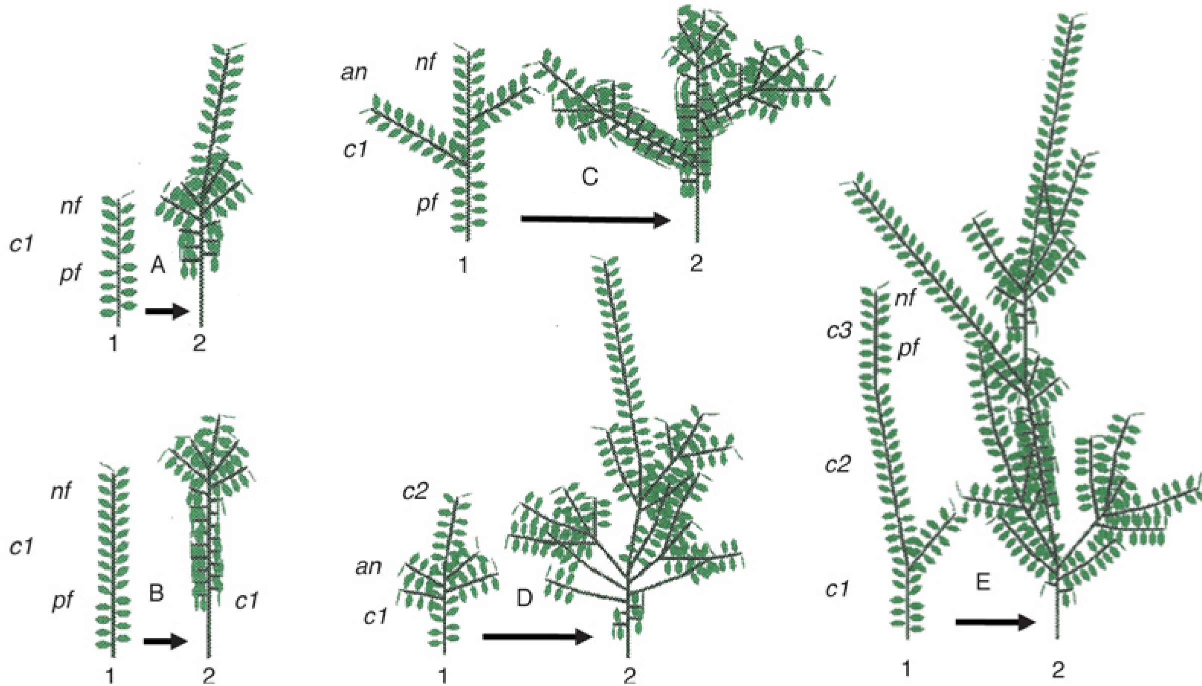



**Figure 3.7.** Polymorphisme des pousses de keaki de 5 ans sur deux années successives de développement simulées par le logiciel AmapSim.

Les unités de croissance des relais ont une partie basale préformée (les feuilles font un angle de 90 $^{o}$) et une partie distale néoformée (les feuilles font un angle aigu). Cette dernière montre une très grande variabilité due à la distribution binomiale négative. Normalement la pousse de l'année ne ramifie pas. Les pousses A, B et C ne font pas de polycyclisme. Les pousses C, D et E font des rameaux anticipés la première année. Les pousses D et E font du polycyclisme respectivement 2 UC et 3 UC, la première année.

## Évolution de l'âge physiologique des méristèmes sous la dépendance de la dérive et de l'acrotonie

Les mesures effectuées sur l'orme du Japon montrent que le vieillissement se traduit par une évolution des paramètres qui définissent la structure des UC et leur vigueur. Pendant le développement de l'arbre et au cours des pousses annuelles successives, on note une diminution progressive de la longueur des entrenœuds, et l'aptitude des méristèmes au polycyclisme, à la néoformation, ou encore au développement immédiat des rameaux dits, anticipés :

– avant dix ans, on observe un polymorphisme très important : des pousses annuelles qui font du polycyclisme, des rameaux anticipés, etc. (figure 3.8) ;

– au-delà de 10 ans, les unités de croissance du premier cycle de la pousse annuelle ne font plus de néoformation, mais les UC des cycles suivants en font toujours. L'acrotonie est toujours fortement marquée ;
– après 25 ans, le polycyclisme disparaît, il n'y a plus que des unités de croissance préformées ; les distributions de phytomères dans les UC longues et courtes s'homogénéisent. Elles se différencient toujours fortement par les longueurs respectives d'entrenœuds ;
– vers 100 ans, toutes les unités de croissance deviennent courtes et l'acrotonie disparaît.

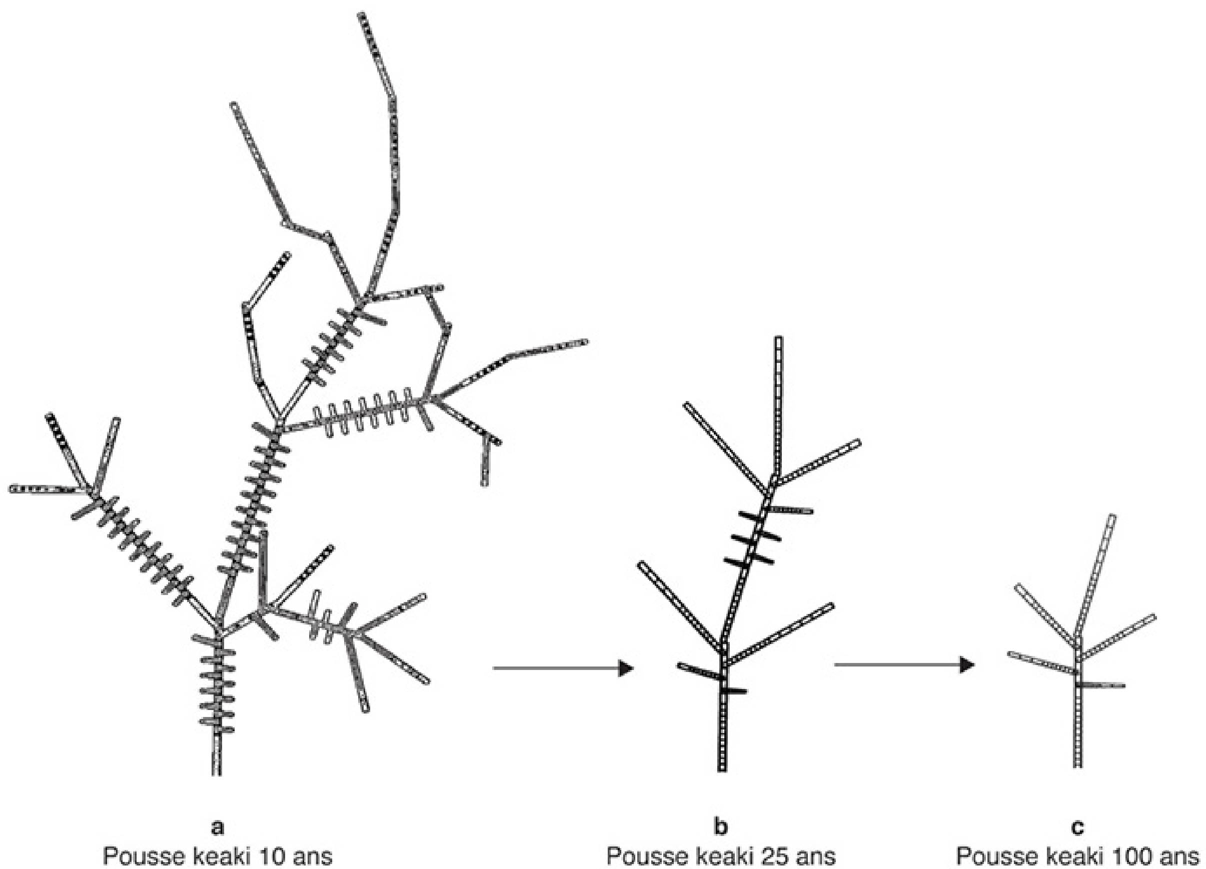



**Figure 3.8.** Simulations stochastiques des UC de keaki montant la diminution du potentiel de développement des pousses en fonction de l'âge de l'arbre.

**a** : deux pousses successives de 9 et 10 ans avec du polyclisme: les rameaux longs font de la néoformation et les rameaux courts, qui n'en font pas, sont portés par la pousse de 9 ans. Les méristèmes de la pousse de 10 ans sont en attente d'allongement. **b** : deux pousses successives de 24 et 25 ans. Le polyclisme est fortement diminué ainsi que la néoformation. **c** : deux pousses successives de 99 et 100 ans. Le polyclisme et la néoformation ont disparu de même que la hiérarchie entre les axes porteurs et portés.

Les modifications de ces caractères traduisent une évolution du mode de fonctionnement des méristèmes et les valeurs identifiées des paramètres permettent tout le long du développement de caractériser numériquement un âge physiologique pour ces méristèmes. Ainsi, un méristème « jeune » aura une bonne aptitude à la néoformation et au polycyclisme. S'il est « vieux », il n'exprimera que de la préformation. Le passage d'un état jeune à un état âgé s'effectuera selon deux types de gradients progressifs ou brutaux :

– par des modifications progressives le long des relais successifs qui construisent le tronc et ses réitérations. Cette lente évolution des paramètres au cours du développement de l'arbre traduit alors une « dérive » ou vieillissement progressif des méristèmes édificateurs ;

– mais un autre phénomène fait qu'un bourgeon axillaire pourra naître âgé physiologiquement. Ainsi, chez l'orme du Japon, la vigueur des rameaux axillaires portés par une unité de croissance décroît de son sommet vers la base jusqu'à une stabilisation caractéristique qui donne des « rameaux courts » dont les caractéristiques sont stabilisées. Ils naissent âgés physiologiquement et ont une dure de vie brève (1 à 3 ans en moyenne). L'évolution des méristèmes axillaires en âge physiologique le long de l'axe porteur est donc ici brutale et reflète le phénomène d'acrotonie.

Par le jeu combiné de ces deux types de gradient, les différences entre relais et rameaux courts vont avoir tendance à disparaître au cours du vieillissement. Ainsi chez un arbre âgé, les relais sont monocycliques et ils ne montrent plus de partie néoformée ; l'acrotonie s'amenuise et les longueurs d'entrenœuds des relais se rapprochent de celles des rameaux courts. Dans la cime des arbres vieux, la hiérarchie entre les axes porteurs et portés tend à disparaître comme le montrent les figures 3.1 et 3.8.

## Axe de référence et simulation informatique de l'orme du Japon

Les différents jeux de paramètres du fonctionnement des méristèmes identifiés sur les pousses périphériques et pour les 6 âges sélectionnés (1, 2, 4, 10, 25 et 100 ans), permettent par interpolation d'estimer les valeurs intermédiaires pour tous les stades du développement sur un axe de référence. Les durées de vie des branches portées par les relais (branches maitresses) permettent de connaître la position de leur naissance sur cet axe

de référence. La simulation du développement de l'arbre année par année devient alors possible (figure 3.9).



**Figure 3.9.** Simulation de l'architecture de trois stades de développement de l'orme du Japon, à 2 ans, 15 ans et 100 ans.

La programmation du développement par la technique de l'axe de référence se révèle efficace pour suivre le changement continu du fonctionnement des méristèmes à tous les stades de développement (logiciel AmapSim).

Ce phénomène de vieillissement des architectures végétales basé conjointement sur la dérive et l'acrotonie est très général et s'observe sur tous les arbres. Le pin d'Alep a été étudié ainsi en détails par (Caraglio *et al.*, 2007).

## Simulations de diverses plantes par le logiciel AmapSim avec la méthode de l'axe de référence

En plus de celles étudiées dans les paragraphes précédents, des plantes aussi diverses, que l'eucalyptus (Diao *et al.*, 2012), le pin d'Alep (Caraglio *et al.*, 2007), le palmier à huile, avec son système racinaire (Jourdan *et al.*, 1997), le bambou (Dabadie *et al.*,1991), l'arabette (Christophe, 2008), le tournesol (Rey, 2003 ), le cacaoyer (Mialet, 1990) ont été modélisées et simulées par le logiciel AmapSim dans le cadre de divers projets (figure 3.10). Cela montre l'efficacité et la polyvalence de la notion d'axe de référence pour modéliser et simuler le développement de l'architecture végétale.



**Figure 3.10.** Simulations de l'arabette, du bambou, du cacaoyer, du tournesol, du pin d'Alep de l'eucalyptus et du palmier à huile avec son système racinaire (logiciel AmapSim).

## Modélisation et simulation du développement des structures végétales par un automate botanique

Dans le contexte du développement exclusivement, l'aspect descriptif de l'axe de référence (figure 3.1) permet d'apprécier, d'un seul coup d'œil, la plante et son développement. Une simulation basée sur l'axe de référence engendre automatiquement la représentation d'une structure topologique qui contient implicitement le nombre d'organes produits ainsi que l'architecture de la plante si la géométrie est prise en compte. L'évolution

des dimensions des organes le long des axes est suivie pas à pas sur autant de transitions d'âges physiologiques que nécessaire.

Mais si on prend en compte la croissance (c'est-à-dire la biomasse produite), ces dimensions sont le résultat des relations sources-puits dont les paramètres sont cachés. Or l'évolution de l'offre sur la demande modifie le volume des organes le long d'un axe végétatif, sans pour autant modifier son âge physiologique. Avec l'axe de référence, on est obligé de multiplier les étapes pour suivre cette évolution. Il est nécessaire, d'une part de découpler le calcul du nombre de phytomères produits par une structure végétale, de la construction de la structure topologique coûteuse en temps de calcul et, d'autre part de ne plus lier la dimension des organes à la notion d'âge physiologique afin de séparer clairement les notions de développement et de croissance. C'est le rôle de l'automate botanique du modèle GreenLab, qui s'est substitué à l'axe de référence du modèle AmapSim par sa meilleure efficacité à suivre le développement et la croissance des plantes. C'est lui qui pilote le développement des structures et des architectures dans les logiciels développés au Liama (Visual Plant, GreenScilab, Qin Yuan), à l'ECP (Digiplante) et au Cirad (Gloups) et qui produisent les illustrations des plantes computationnelles présentées dans la suite de cet ouvrage. Les images de plantes computationnelles de ce paragraphe sont fournies par le logiciel Visual Plant développé par Xing Zhao au Liama (chapitre 15).

## Définition et organisation de l'automate botanique

L'unité de base des axes végétatifs est le phytomère (chapitre 1). Chez les herbacées et les arbustes, les méristèmes mettent en place les phytomères d'une façon continue sur des périodes définies ou indéfinies, l'échelle de l'axe est simple. Un phytomère est défini par son rang à partir de la base de l'axe. Chez les arbres dont les méristèmes ont un fonctionnement rythmique, les axes sont constitués d'unités de croissance, elles-mêmes formées de phytomères. L'échelle est double : un phytomère est repéré par le rang de l'unité de croissance à partir de la base de l'axe et par son rang dans l'unité de croissance. Nous décrivons ici une modélisation du développement des axes végétatifs à partir d'un automate botanique qui reproduit le fonctionnement d'un méristème par un processus de Bernoulli

(Zhao *et al.*, 2001). Cet automate crée de manière cyclique des phytomères qui correspondent à des états différents. Le déroulement de son fonctionnement engendre des « axes de développement » dont l'enchainement, par le jeu des transitions en âges physiologiques, recrée un axe de référence. Mais le nombre d'âges physiologiques est fortement diminué car la répétition des états n'implique plus une transition d'un état à un autre. Chez les plantes à développement continu (les herbacées et les arbustes), un micro-état de l'automate correspond à un type de phytomère avec son âge physiologique associé. Chez les plantes à développement rythmique (les arbres), et pour un même âge physiologique, on distinguera deux échelles d'états dans la description du fonctionnement de l'automate : celle de l'unité de croissance qui est un « macro-état » et celle du phytomère qui est un « micro-état ». Un macro-état correspond à un macro-cycle de développement, lui-même constitué de cycles associés à la création des phytomères. Le nombre total de cycles de développement d'un axe est donc égal au nombre de macro-cycles de l'axe multiplié par le nombre de micro-cycles par macro-état.

## Production des micro-états

Les phytomères d'un axe (ou d'une même UC) peuvent être morphologiquement différents, bien qu'appartenant au même âge physiologique. Ils peuvent ou non porter des feuilles des fruits et des ramifications (figure 3.11). Un phytomère qui porte un rameau sera représenté par un micro-état constitué d'un entrenœud portant sur le nœud un bourgeon axillaire d'âge physiologique égal (cas de la réitération) ou supérieur (figure 3.12). Un même micro-état se répète, en alternance avec les autres micro-états et peut générer de l'acrotonie ou toute autre loi d'alternance (par exemple, des chaines de Markov).

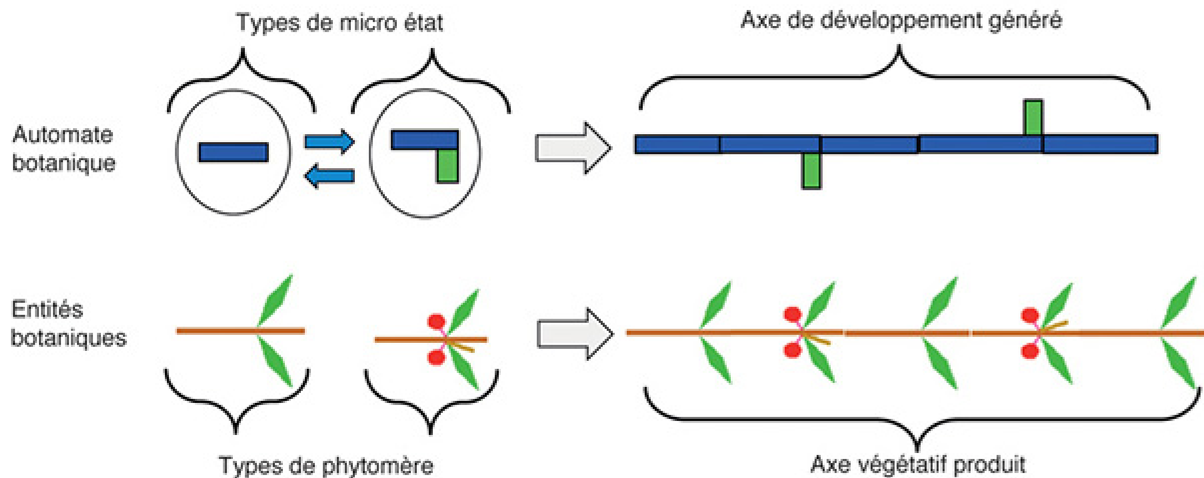



**Figure 3.11.** Construction d'un axe végétatif à développement continu avec différents types de phytomères.

Ceux-ci, bien qu'ayant le même âge physiologique, se spécialisent en fonction de leur production axillaire. À chaque type, on fait correspondre un micro-état de l'automate botanique qui simule le fonctionnement du méristème terminal. Son fonctionnement génère des alternances de séries de micro-états, selon des règles prédéfinies qui produisent un axe de développement, analogue de l'axe végétatif constitué de phytomères.

## Production des macro-états dans le développement rythmique

Dans un axe à développement rythmique, l'unité de croissance (macro-état) joue le même rôle que le phytomère à l'échelle inférieure de celle-ci. On considère ici l'enchaînement des macro-états successifs le long de l'axe. Soit $b$ la probabilité de mettre en place un nouveau macro-état au cours du temps. La non réalisation (de fréquence $1 - b$) est appelée macro-pause. La portion d'axe réalisée sera de longueur aléatoire et composée en moyenne de $N*b$ macro-états, si l'âge de l'axe est $N$ calculé en macro-cycles. On obtient un processus de Bernoulli à l'échelle des macro-états, il engendre une distribution binomiale pour le nombre de macros-états produits à l'âge $N$. Le méristème terminal peut aussi avorter. La probabilité de survie (ou viabilité) $c$ du méristème en fin de formation de l'UC est alors prise en compte. Dans le cas général, $b$ et $c$ peuvent varier. La production des macro-états peut aussi être sous la dépendance d'un rythme $w$.

Le même méristème met donc en place des UC (macro-états) dont les âges chronologiques et physiologiques évoluent séparément, ces derniers pouvant se répéter ou subir une transition d'un état à un autre. L'âge physiologique des bourgeons axillaires fixe le nombre possible de micro-états dans les ramifications (figure 3.12). Les feuilles et les fruits ne sont que des attributs qui fixent le type de phytomère mais qui peuvent ne pas être représentés si l'on ne s'intéresse qu'à la production des phytomères. Le nombre d'organes produits est factorisé grâce aux micro-états.

| AGE φ | nœuds vides | réitération | ramification | |
|---|---|---|---|---|
| φ1 | $U_{10}$ | $E_{11}$ | $U_{12}$ | $U_{13}$ |
| φ2 | $U_{20}$ | $U_{22}$ | $U_{23}$ | |
| φ3 | $U_{30}$ | $U_{33}$ | | |

**Figure 3.12.** Combinaisons des micro-états possibles ($U_{i,j}$) pour les phytomères d'une structure à trois âges physiologiques.

La ramification n'autorise que des âges physiologiques plus vieux ou égaux (réitérations) que celui du porteur pour les axillaires.

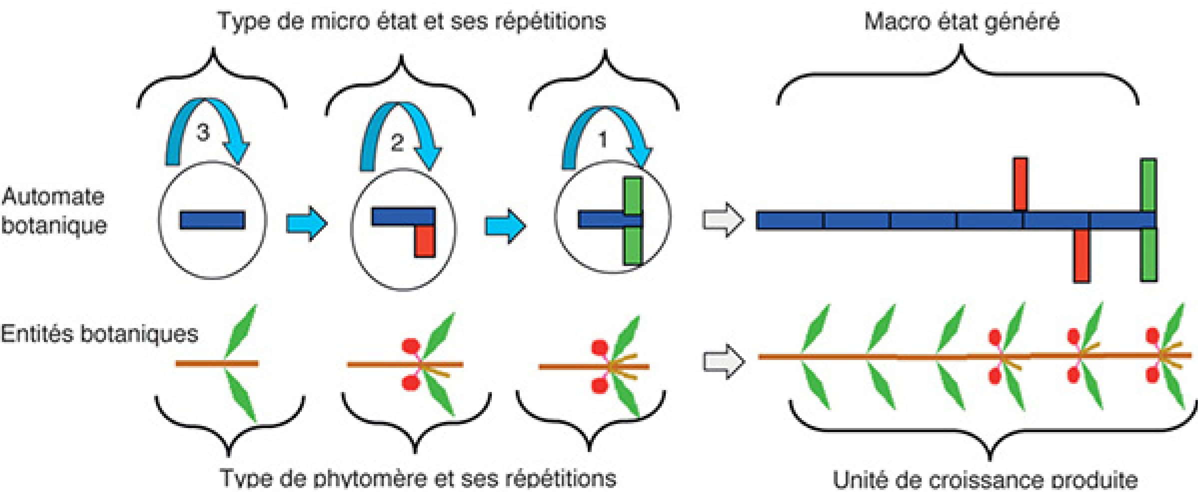



**Figure 3.13.** Construction d'une unité de croissance avec différents types de phytomères.

À chaque type, on fait correspondre un micro-état de l'automate botanique qui simule le fonctionnement du méristème terminal. Son fonctionnement génère des alternances de

séries de micro-états, selon des règles prédéfinies qui produisent un macro-état, analogue de l'UC.

Dans le cas où il n'y a qu'une ramification par nœud, si max$\varphi$ est le nombre d'âges physiologiques, il y a donc max$\varphi$ + 1 micro-états possibles. Certains micro-états portent des ramifications d'âges physiologiques supérieurs et d'autres en portent de même âge ce qui engendre une réitération partielle (on élimine le cas rare ou un bourgeon axillaire pourrait être plus jeune physiologiquement que son phytomère porteur). Au total, on aura $\frac{(\max \varphi+1)\cdot(\max \varphi+2)}{2} = \sum_{i=1}^{m} (i+1)$ micro-états possibles pour un automate botanique à max$\varphi$ âges physiologiques. L'automate peut être complété dans le cas où il peut y avoir plusieurs types d'axes ramifiés par nœud (par exemple, le caféier, le cotonnier). Cela complique la combinatoire, mais dans tous les cas l'automate botanique peut être caractérisé. La génération des séries alternées des micro-états se fera en respectant les lois d'occupation et de transition entre eux. La nature des lois (déterministe ou stochastique) est indifférente et doivent être identifiées dans la pratique. Le modèle Amap utilise souvent les chaines de Markov. Nous verrons que c'est le nombre de différents micro-états produits qui compte pour la production, et non les modalités de leur alternance.

Pour modéliser le gradient dû à l'acrotonie le long d'une unité de croissance, le modèle GreenLab ordonne la succession des micro-états dans le macro-état en partant des micro-états non ramifiés vers des micro-états portant des axes portés dont l'âge physiologique décroît. Un tel regroupement représente le phénomène très répandu d'acrotonie, déjà explicité.

Les micro-états sont donc assemblés en macro-états (figure 3.13) dont la succession constitue l'axe de développement (figure 3.14). Le long d'un même axe, les macro-états produits sont similaires selon une loi d'occupation de l'état tant qu'une transition ne modifie pas leur âge physiologique.

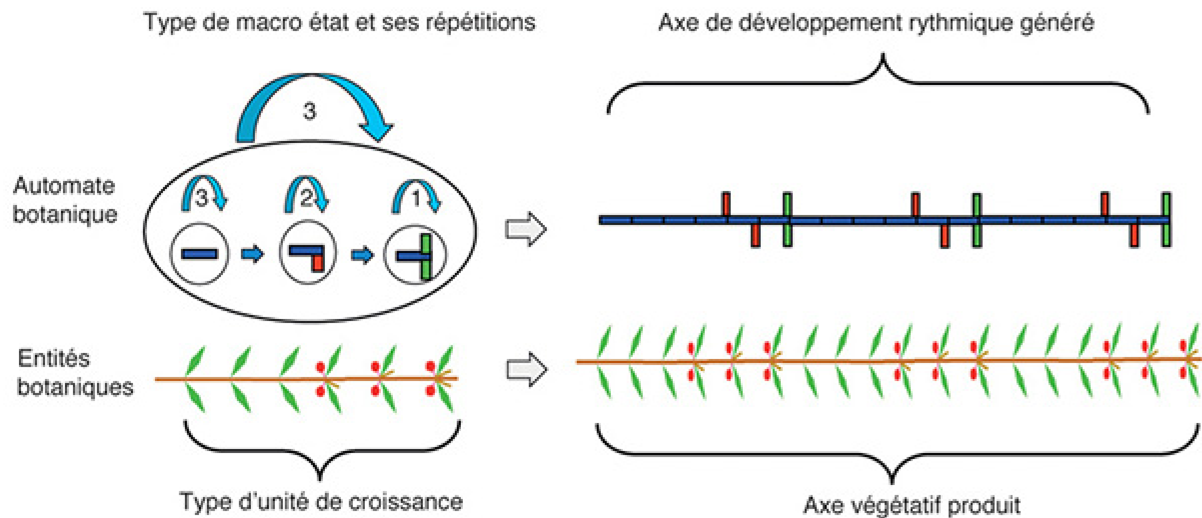



**Figure 3.14.** Construction d'un axe végétatif rythmique formé d'UC avec différents types de phytomères.

L'automate botanique construit des macro-états qui sont formés de micro-états. Leurs répétitions génèrent un axe de développement analogue à l'axe végétatif.

## Structures continues

Dans les structures continues, les méristèmes fonctionnent sans interruption. Lorsque le méristème reste dans un même âge physiologique, il crée des séries de phytomères de même type et lorsque son fonctionnement change, un phénomène de transition en âge physiologique est observé. Si l'incrémentation en âge physiologique du méristème lors de la transition est d'une unité, la structure est dite continue et le type de développement est monopodial. La structure peut être simple s'il n'y a que des micro-états, ou composée s'il y a aussi des macro-états.

### Structure simple

On prend comme exemple un automate botanique simple à trois micro-états et à trois âges physiologiques (figure 3.15). Le premier état correspond au premier âge physiologique qui donne naissance à une tige avec un développement continu pendant 12 cycles. Le deuxième état correspond à l'âge physiologique des rameaux longs qui fonctionnent ici sur une durée limitée (6 cycles). Le troisième correspond à des rameaux courts fructifères qui fonctionnent sur une durée courte (2 cycles). Une transition incrémentée

d'une unité en âge physiologique est opérée lorsque les répétitions des micro-états atteignent leurs valeurs limites ce qui correspond à l'achèvement de l'axe de développement.

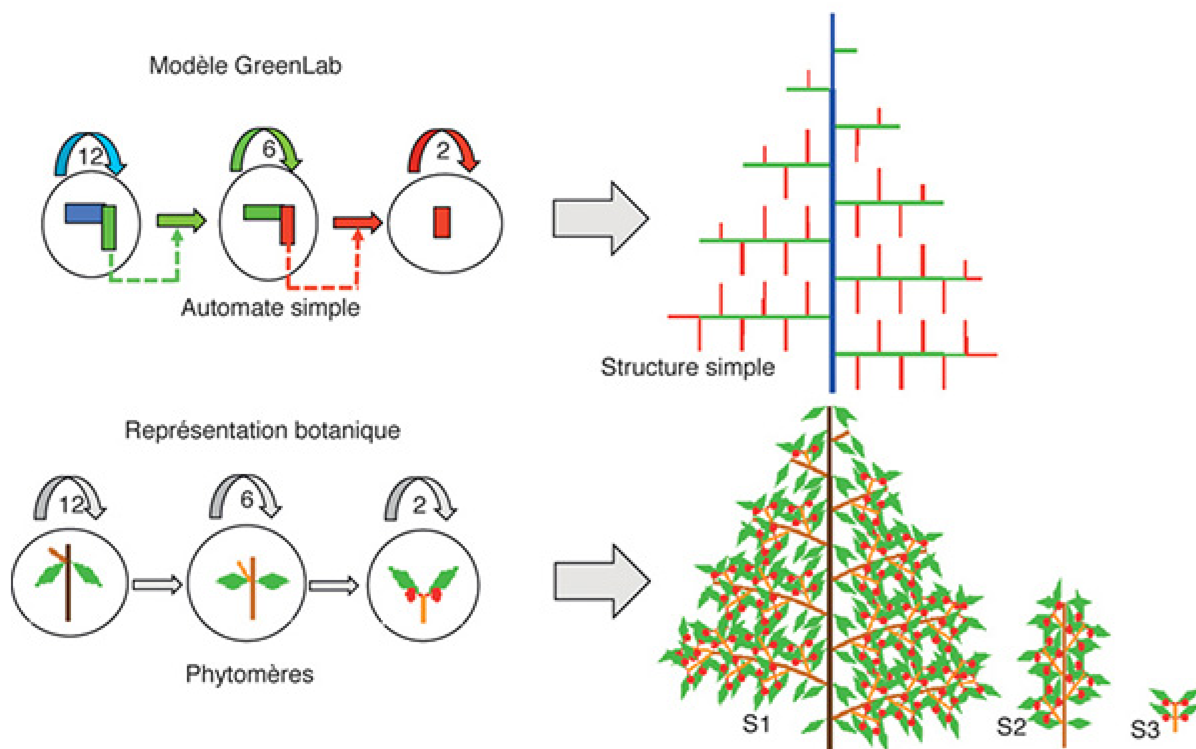



**Figure 3.15.** Simulation d'une structure simple à trois âges physiologiques par un automate botanique simple à trois micro-états.

Les phytomères correspondent aux micro-états. La structure *S*1 (la plante entière) est en développement et simulée à 10 cycles. Les structures *S*2 (ramifications) et *S*3 (rameaux courts) sont représentées achevées à respectivement 6 et 2 cycles. La structure *S*1 se prolonge en *S*2 par transition après 12 cycles. La structure *S*2 se prolonge en *S*3 par transition. Les bourgeons axillaires de la tige de la structure *S*1 donnent naissance à une structure *S*2 et ceux de la structure *S*2 à une structure *S*3.

## Structure composée

Une structure composée est formée d'unités de croissance, car le développement est rythmique. Les macro-états sont constitués de plusieurs micro-états différents. L'automate botanique est à double échelle. Selon son type, chaque phytomère peut porter une structure axillaire d'âge physiologique égal ou supérieur. L'alternance entre les types de structures axillaires sur une UC est pilotée par l'automate botanique. Les lois qui

contrôlent la répétition des états peuvent être quelconques. Mais les transitions doivent correspondre à une augmentation d'âge physiologique d'une unité car la structure est continue. On prend comme exemple une structure à trois âges physiologiques. Ceux-ci donnent naissance à quatre types de phytomères, trois types d'UC et trois types de structures axillaires (figure 3.16). Les deux premières structures sont végétatives. La dernière est fructifère.

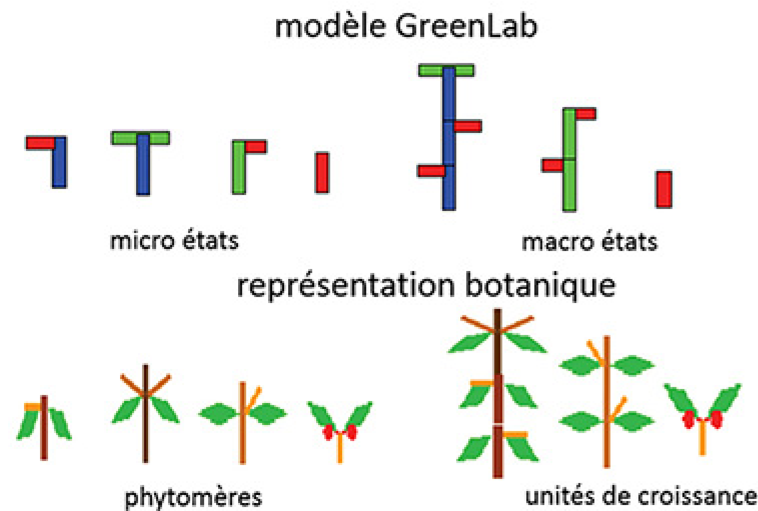



**Figure 3.16.** Éléments d'une structure composée, correspondances entre le micro-état et le phytomère entre le macro-état et l'unité de croissance.

Dans les micro-états, seuls les âges physiologiques porteur-porté sont représentés en couleur.

Les étapes de la construction de cette structure composée avec 9 cycles de croissance sont explicitées dans la figure 3.17, du point de vue de l'automate et du point de vue de l'aspect botanique.

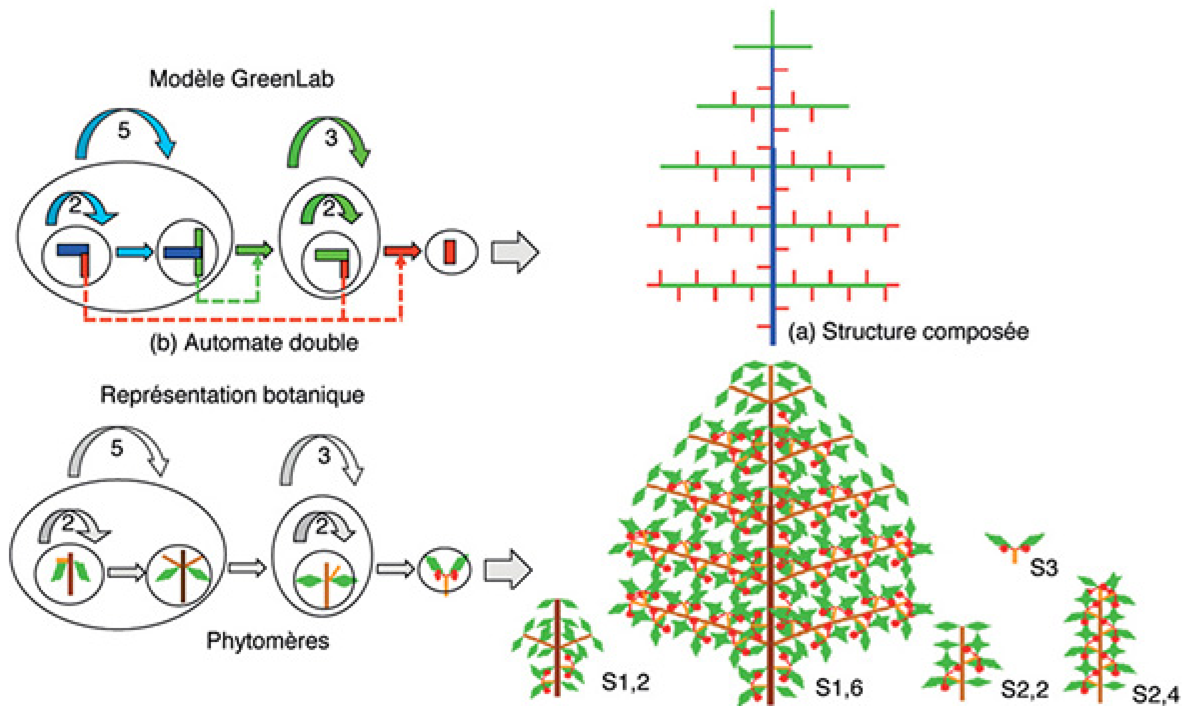



**Figure 3.17.** Correspondance entre une structure composée et son automate botanique.

Simulation d'une structure composée à trois âges physiologiques par un automate botanique double à quatre micro-états. **a** : structure composée à 6 macro-cycles de développement. **b** : automate associé avec ses macro et micro-états. L'automate est à double échelle par la répétition des macro-états, eux-mêmes composés de la répétition des micro-états. Ainsi, le méristème principal de la tige (en bleu) est programmé pour faire 5 macro-états dans l'âge physiologique 1. Il aura une transition en âge physiologique 2 (en vert) au sixième. À ce stade, la tige se transformera en branche d'âge physiologique 2. Les méristèmes des branches font 3 macro-états (en vert) et ont une transition dans l'âge physiologique ultime (en rouge) qui fait un axe court composé d'un seul micro-état. À noter que les axes courts se retrouvent aussi bien sur la tige que sur les branches. *S*(1, 2) et *S*(1, 6) sont des représentations botaniques de la plante (structure *S*1) à 2 et 6 macro-cycles de développement. *S*(2, 2) et *S*(2, 4) sont des représentations des ramifications (structures *S*2) à 2 et 4 macro cycles (achevées après transition). *S*(3) est un axe court (structure *S*3 achevée). Les bourgeons axillaires de la tige de la structure *S*1 donnent naissance à une structure *S*2 ou *S*3 selon leur position dans l'UC et ceux de la structure *S*2 à une structure *S*3.

## Structures discontinues

Si l'axe de développement d'une structure porte en son prolongement, par suite d'une transition, une structure d'âge physiologique supérieur d'une unité par rapport à son âge physiologique, la structure est déclarée

discontinue. Les transitions entre les états de l'automate botanique, qui correspondent aux âges physiologiques des méristèmes, vont produire toute une série de structures hybrides entre un développement purement monopodial et un développement purement sympodial. On peut visualiser (figure 3.18) un échantillon des types de structures discontinues engendrées. Celles-ci rappellent la déclinaison des modèles architecturaux ou des inflorescences classiques (grappe, cyme, ombelle) qui peuvent facilement être générées selon ce principe.

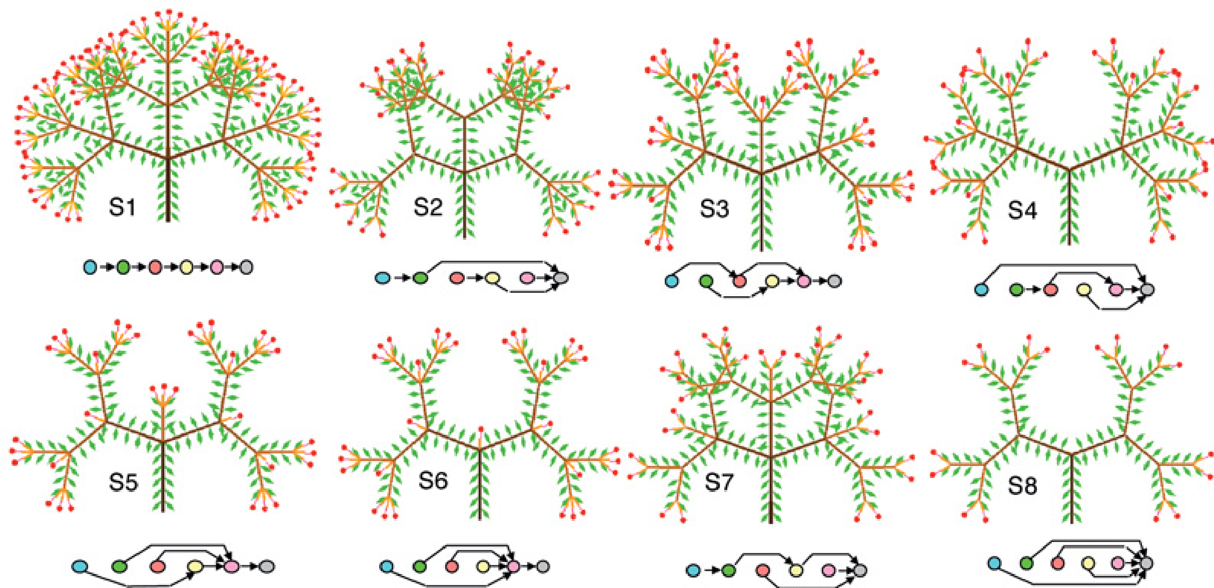



**Figure 3.18.** Simulation de la transition entre une structure monopodiale (*S*1) vers une structure sympodiale (*S*8).

Il y a 6 âges physiologiques, le dernier symbolisant la mortalité. Ici chaque âge ne fait qu'un seul macro-état, après lequel le bourgeon terminal opère une transition vers un autre âge physiologique supérieur. Les bourgeons axillaires ont un incrément d'âge physiologique d'une unité par rapport au bourgeon principal. Si la transition par prolongation est égale à une unité il y a continuité, autrement il y a discontinuité. Dans la structure *S*1, la transition est régulière d'une unité, la structure est dite monopodiale. Dans la structure *S*8, toute transition conduit à la mortalité, la structure est sympodiale. Les structures de *S*2 à *S*8 sont toutes discontinues.

## Réitérations

La réitération au sens botanique est la duplication d'une structure. Si la structure est dupliquée totalement, la réitération de la structure principale est dite totale et sera notée $S_1$ et si la structure d'âge physiologique $k$ (avec $k$

supérieur à 1) est dupliquée, la réitération est dite partielle et sera notée $S_k$.
Il existe deux possibilités extrêmes :

– le bourgeon qui se duplique transmet à la fois son âge physiologique et son âge chronologique au bourgeon axillaire, c'est-à-dire son âge ontogénique. Tige et réitérations sont synchronisées dans leurs développements et la structure engendrée est un monopode ;

– le bourgeon qui se duplique transmet seulement son âge physiologique au bourgeon axillaire. L'âge ontogénique est réinitialisé. Tige et réitérations sont désynchronisées dans leurs développements et la structure engendrée est un sympode.

### Réitération monopodiale totale ou partielle

On considère que l'ordre maximum de ramification des réitérations est borné. L'ordre 1 de la réitération correspond à la structure non réitérée, (correspondant à « l'unité architecturale » en botanique), l'ordre 2, à un seul niveau de réitération, etc. L'ordre maximum de réitérations successives possibles à l'âge physiologique $\varphi$, est $N_\varphi$ qui est le nombre de macro-états (unités de croissance) de l'axe de développement d'âge physiologique $\varphi$. Une autre notion de botanique architecturale est correctement simulée par l'automate botanique : c'est l'intercalation. Les structures d'âges physiologiques supérieures apparaissent sur la réitération et gagnent un ordre de ramification. Ainsi l'âge physiologique n'est plus lié à l'ordre de ramification (figure 3.19).

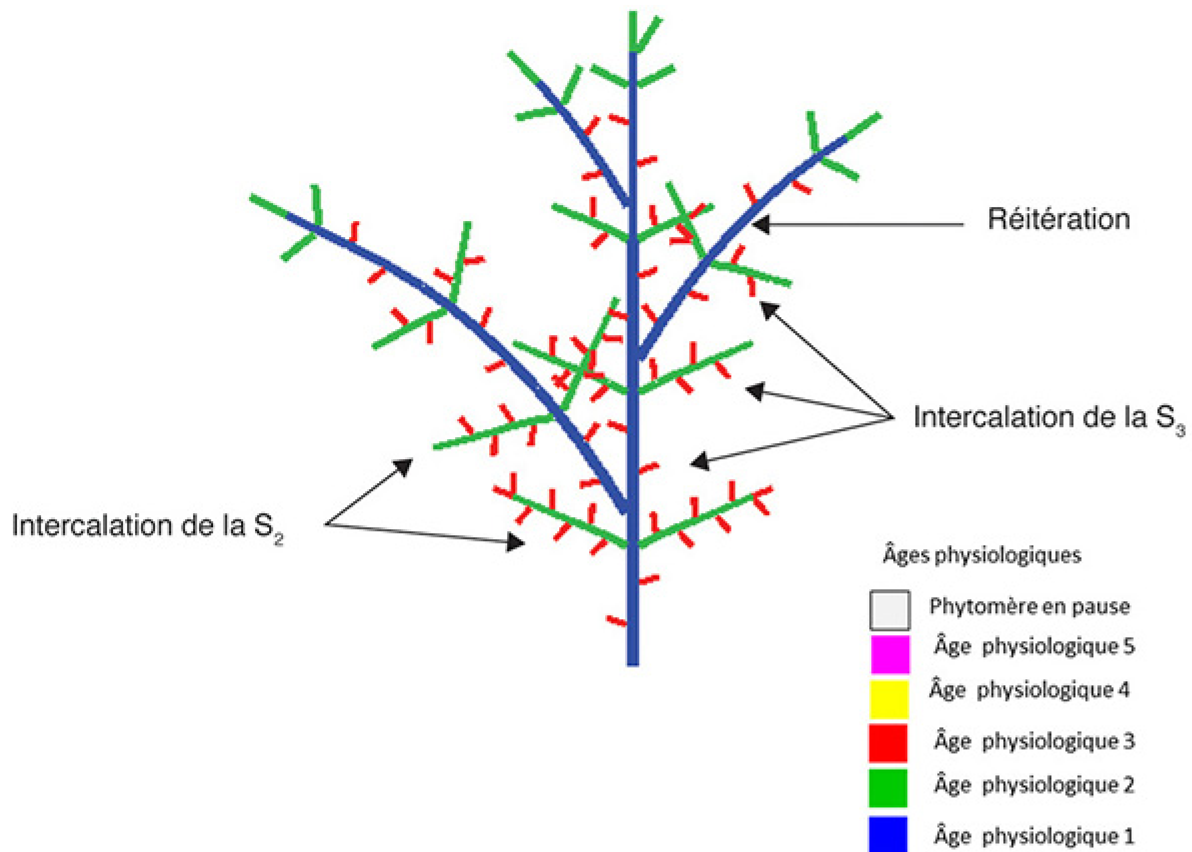



**Figure 3.19.** Réitération des *S*1 avec âge ontogénique et intercalation des *S*2 et des *S*3.

On note que le tronc et les réitérations opèrent une transition simultanée ce qui caractérise l'effet âge ontogénique.

## Réitération totale

Selon l'ordre de réitération croissant choisi la structure augmente en complexité. La réitération totale correspond à une duplication complète de la structure initiale. L'arbre devient une « colonie » de structures (figure 3.20).

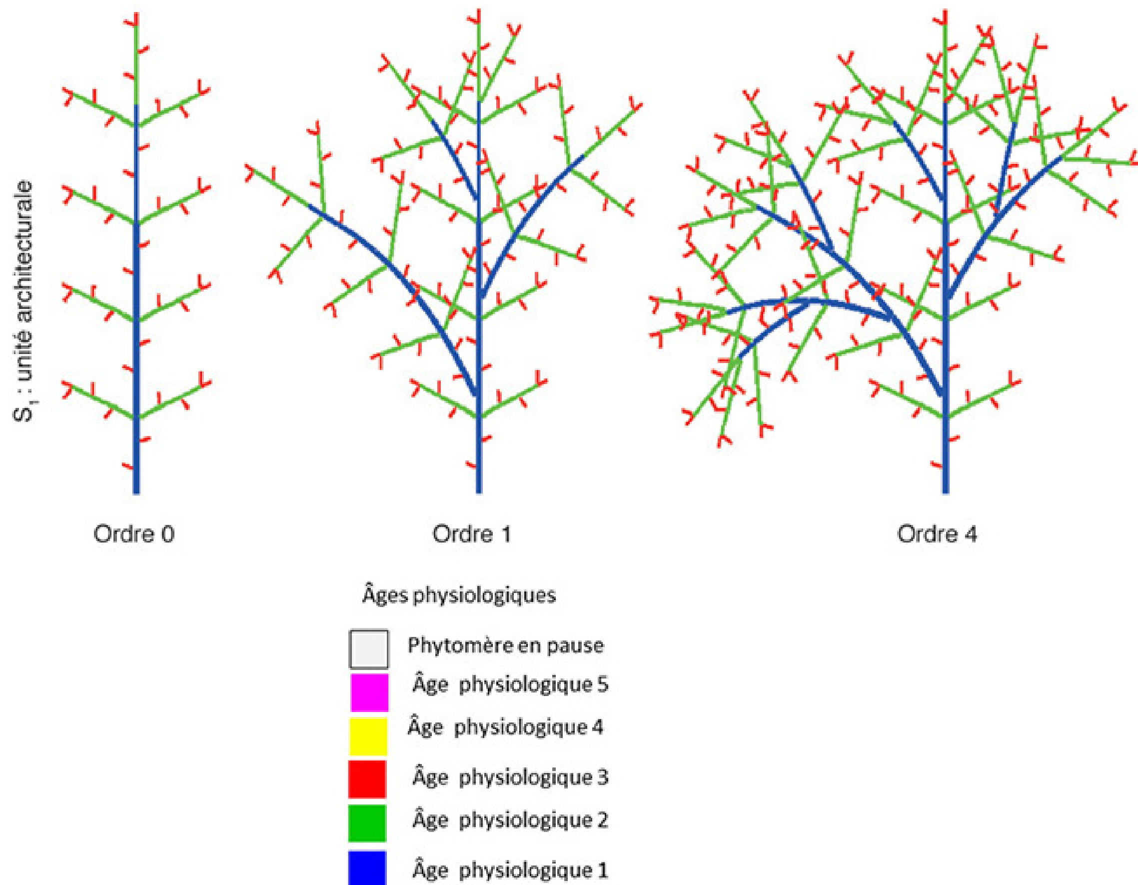



**Figure 3.20.** Structures continues et composées, achevées avec réitérations et 3 âges physiologiques.

La structure simple *S*1 (non réitérée) est « l'unité architecturale » de la botanique. À l'ordre 1, on observe le premier niveau de réitération de *S*1. À l'ordre 4 ici, la réitération de *S*1 est totale. La transmission de l'âge ontogénique fait que les réitérations sont synchronisées dans les transitions d'états des méristèmes.

## Réitération partielle et complexe réitéré

La réitération partielle est la duplication d'une structure d'un âge physiologique supérieur à 1. Une structure qui réitère sur tous les âges physiologiques forme un complexe réitéré (figure 3.21).

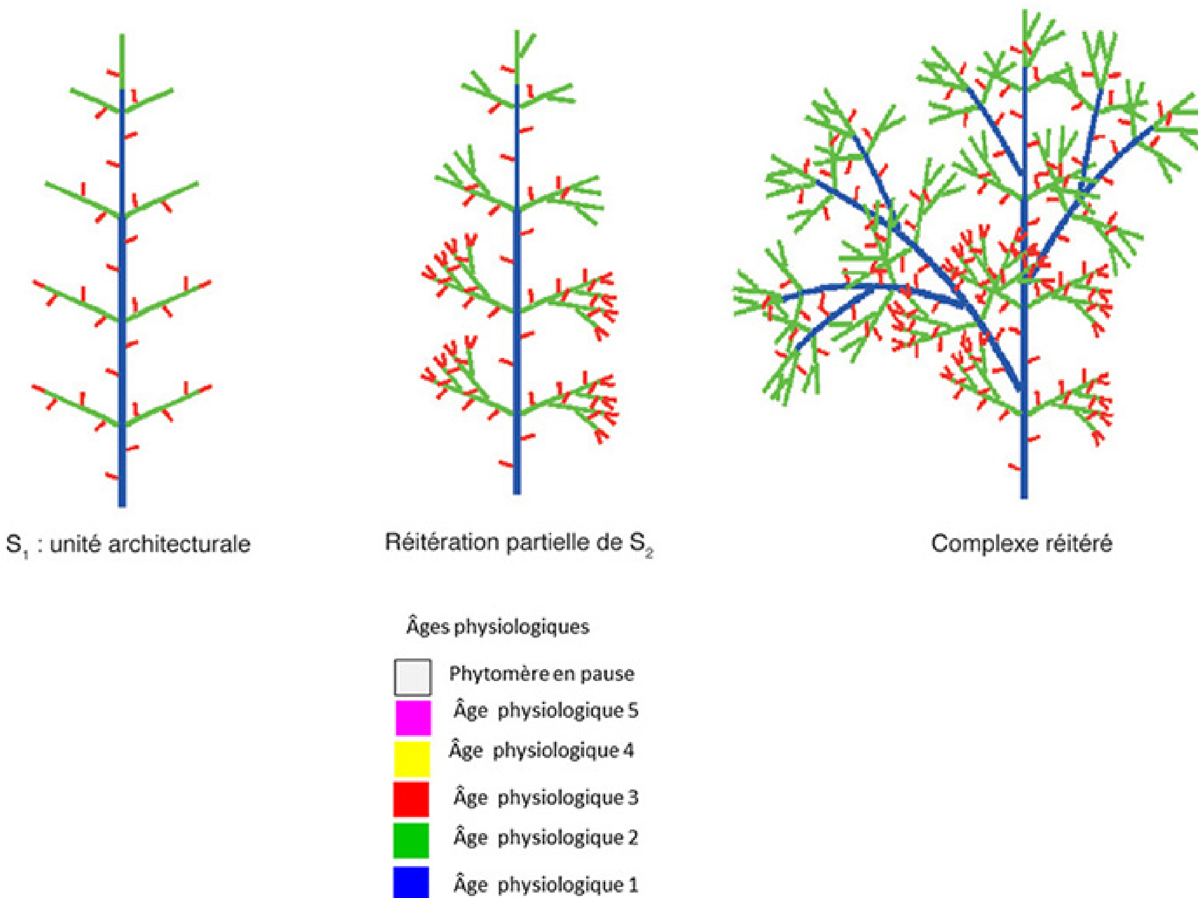



**Figure 3.21.** La structure *S*1, continue et composée forme une unité architecturale achevée.

Celle-ci peut dupliquer ses structures *S*2 (réitération partielle). Si tous les âges physiologiques réitèrent, on obtient un complexe réitéré.

## Réitération de type sympodial

Si l'âge ontogénique du bourgeon principal n'est pas transmis à la réitération, celle-ci est réinitialisée et le développement aura un caractère sympodial. La structure résultante sera composée d'une succession de fourches. Le développement de la structure n'est limité que par l'ordre maximum de réitérations autorisé. De plus, chaque âge physiologique peut avoir son propre mode de ramification monopodial ou sympodial. Selon les lois de transition entre âges physiologiques dans l'automate botanique, les structures réitérées peuvent avoir un aspect continu ou discontinu (figure 3.22).

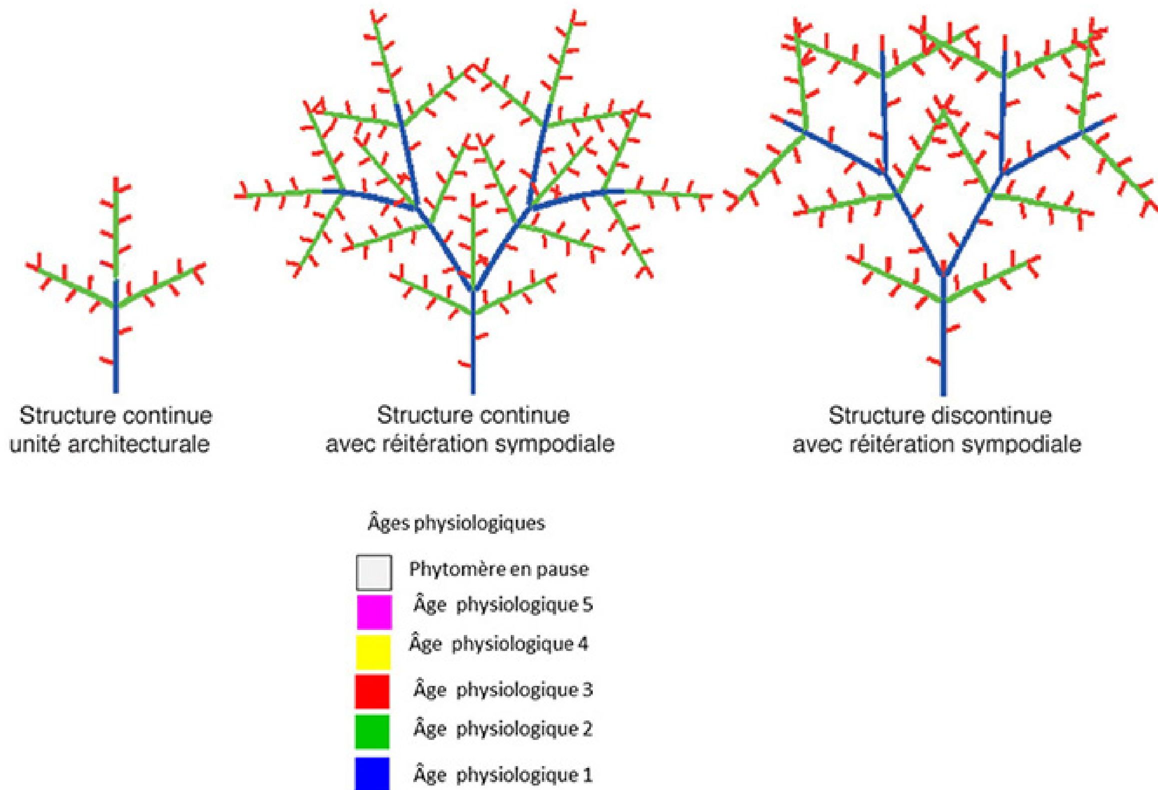



**Figure 3.22.** Réitérations sympodiales d'une structure.

Les axes de développement sont limités ici à un macro-état. Suivant le mode de transition la structure réitérée peut être continue ou discontinue.

## ⏩ Automate et architecture végétale

L'automate botanique du modèle GreenLab permet de programmer facilement le développement d'une plante et d'obtenir son architecture. Grâce aux notions d'âge physiologique, de transition, de micro et de macro-état, des interfaces utilisateurs pratiques permettent de définir tous les types de phytomères, avec leurs lois de transition et de ramification y compris dans leurs composantes stochastiques qui contrôlent le fonctionnement des méristèmes (processus de Bernoulli, fiabilité et ramification). Ceci a été réalisé pour la première fois avec le logiciel Visual Plant de Xing Zhao (Liama).

Parmi les structures végétales les plus spectaculaires de la botanique figurent les types d'inflorescences et les modèles architecturaux des arbres

(Hallé *et al.*, 1978).

## Types d'inflorescences

L'automate botanique, mis en œuvre dans le logiciel Visual Plant (Zhao *et al.*, 2003), simule facilement les inflorescences simples et composées telles qu'elles sont classiquement décrites en botanique. Ce sont des structures continues, simples avec une composante ontogénique qui synchronise l'apparition des fleurs (figure 3.23).

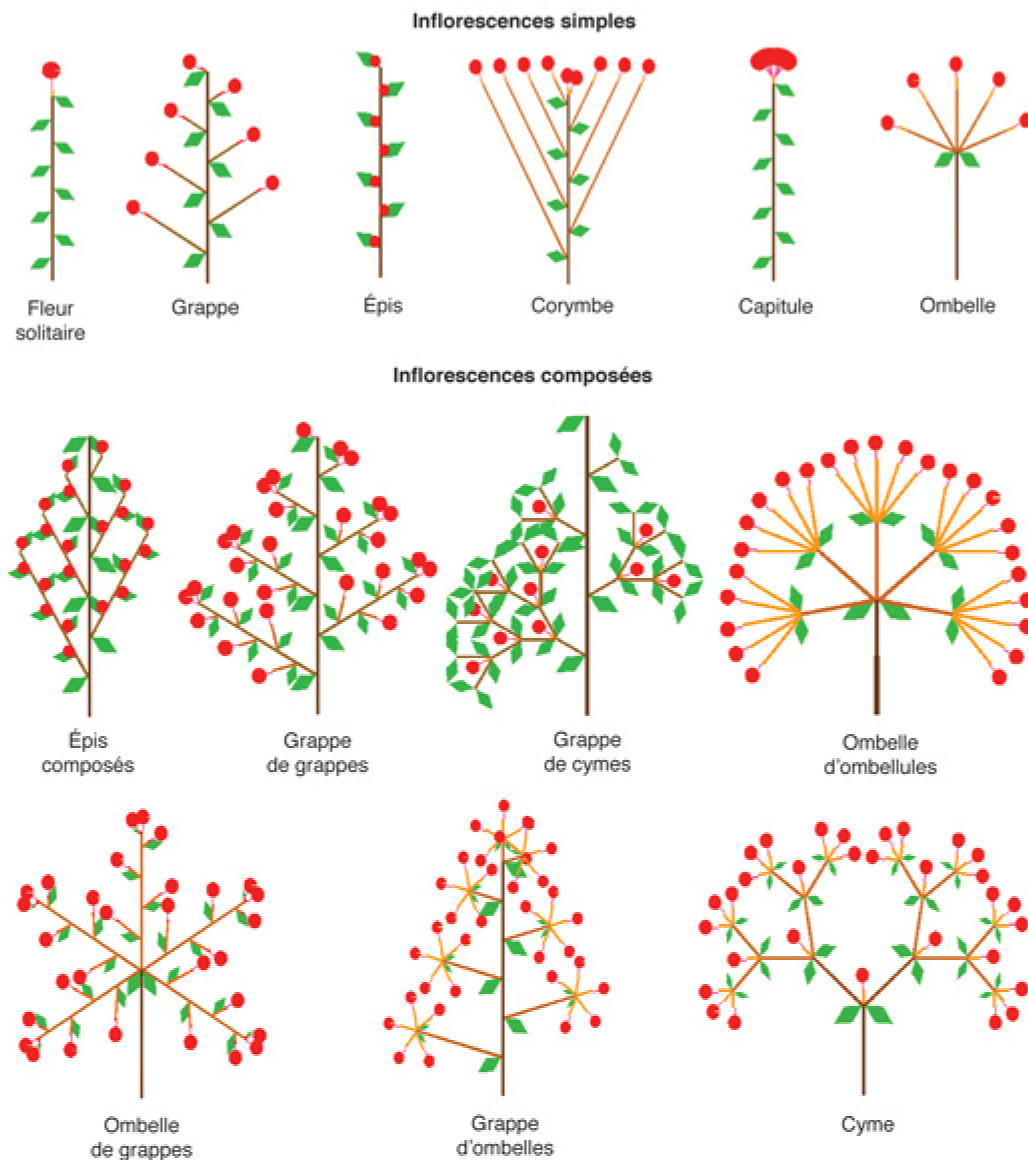


**Figure 3.23.** Inflorescences simples et composées, des exemples de combinaisons des modes de ramifications des structures végétales.

Initiées dans une partie préformée, elles se déploient sous l'effet de la croissance des organes (Logiciel Visual Plant de Xing Zhao).

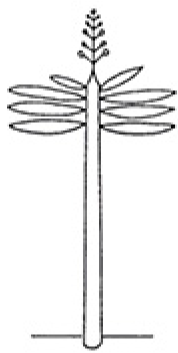
## Modèles architecturaux simulés par le logiciel Visual Plant comparés aux dessins botaniques

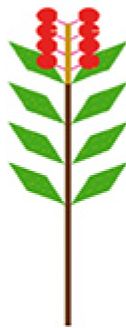
Les modèles architecturaux, dessinés par les botanistes, contiennent des informations sur le développement continu ou rythmique, la floraison axiale ou apicale, les tropismes des axes, etc. (Hallé *et al*., 1978). Pour montrer la flexibilité de l'automate botanique, on s'est efforcé de reproduire intégralement le dessin botanique par sa simulation informatique homologue produite par le logiciel Visual Plant. Les images parlent d'elles-mêmes et le lecteur reconnaîtra sans peine les schémas structuraux sous-jacents.

### Modèles avec un fonctionnement continu des méristèmes

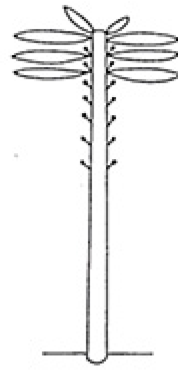
Quand le fonctionnement des méristèmes est continu, l'unité de croissance est le phytomère.

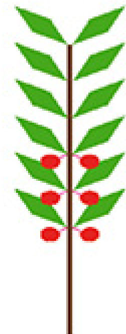
**Modèles non ramifiés**





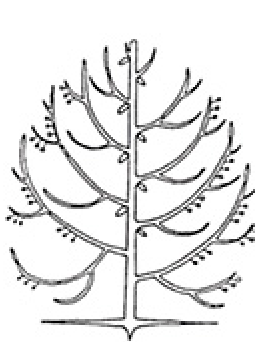
Modèle de Holttum





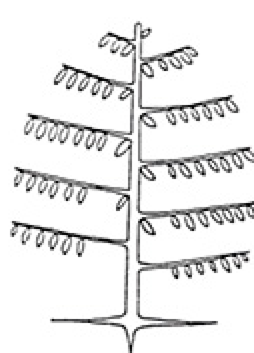
Modèle de Corner

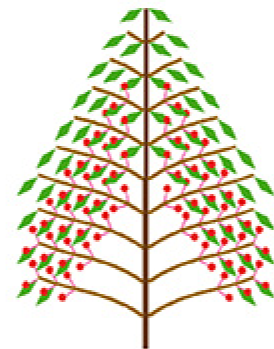
**Modèles ramifiés**



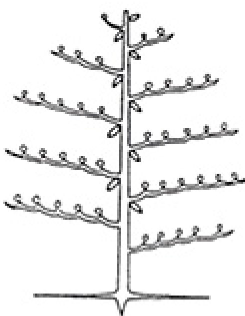


Modèle d'Attims



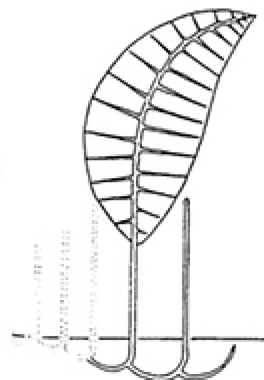


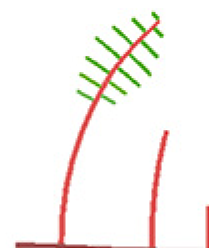
Modèle de Roux





Modèle de Petit





Modèle de Mc Clure

**Figure 3.24.** Modèles avec un fonctionnement continu des méristèmes.

Dans tous ces modèles, le phytomère est l'unité de développement et le tronc est orthotrope avec une ramification monopodiale. Mais les branches peuvent être orthotropes (modèle d'Attims, Eucalyptus), plagiotropes (modèle Roux, caféier), sympodiales (modèle Petit, cotonnier). Chez le modèle de Maclure (bambou), le rhizome joue le rôle d'une tige qui porte les axes feuillés.

## Modèles avec un fonctionnement rythmique des méristèmes

Les modèles représentés ci-après comportent un fonctionnement rythmique des méristèmes et une ramification monopodiale ou sympodiale et des combinaisons d'axes orthotropes et plagiotropes.

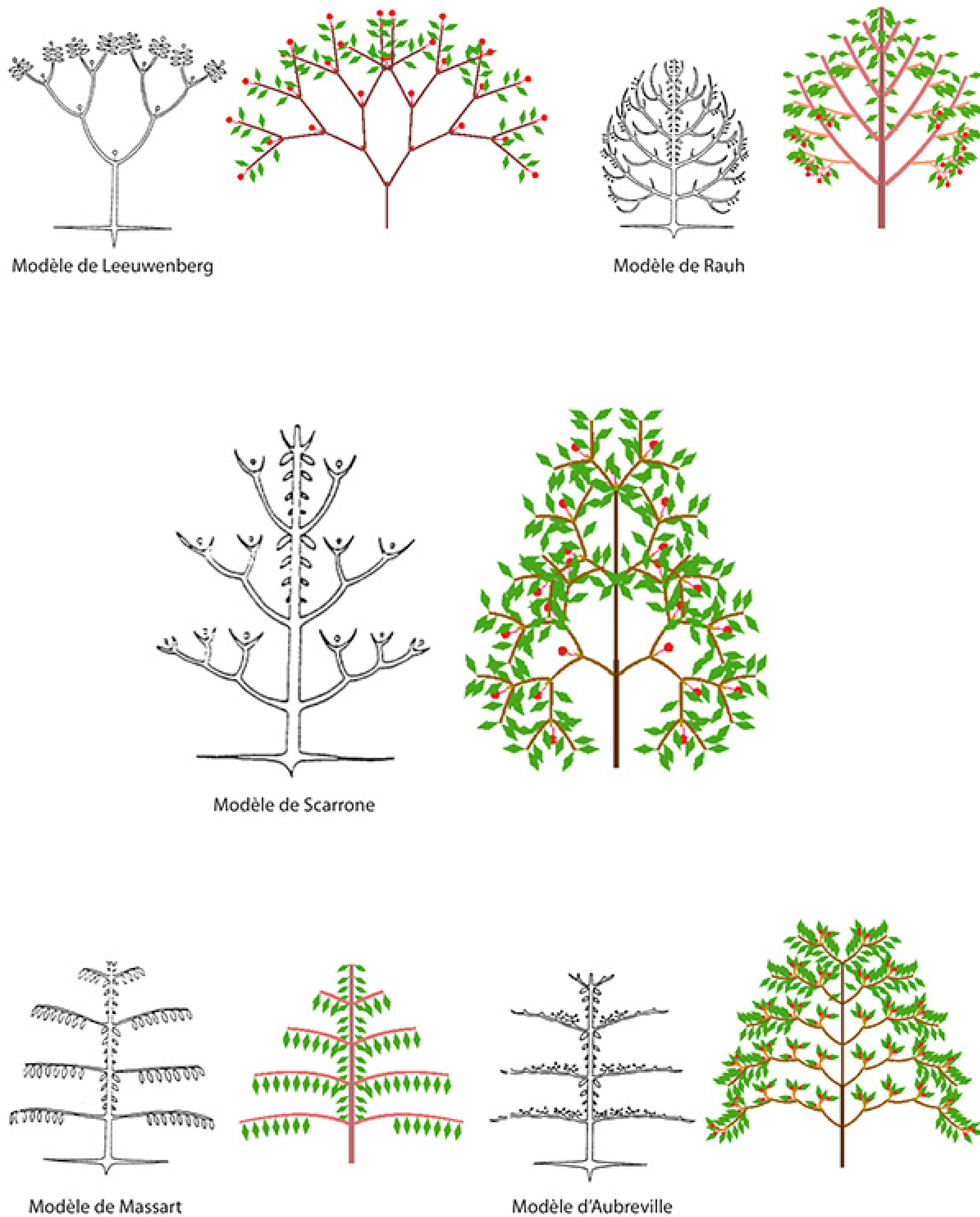



**Figure 3.25.** Modèles avec un fonctionnement rythmique des méristèmes.

Dans ces modèles architecturaux, le développement est rythmique et l'unité de croissance contient plusieurs phytomères donnant à la structure une double échelle. Ces modèles architecturaux offrent de nombreuses combinaisons liant la plagiotropie,

l'orthotropie, les ramifications sympodiales et monopodiales. Le frangipanier suit le modèle de Leeuwenberg, le peuplier suit le modèle de Rauh, le manguier, le modèle de Scaronne, le hêtre, le modèle de Massart et l'amandier de Cayenne suit le modèle d'Aubreville.

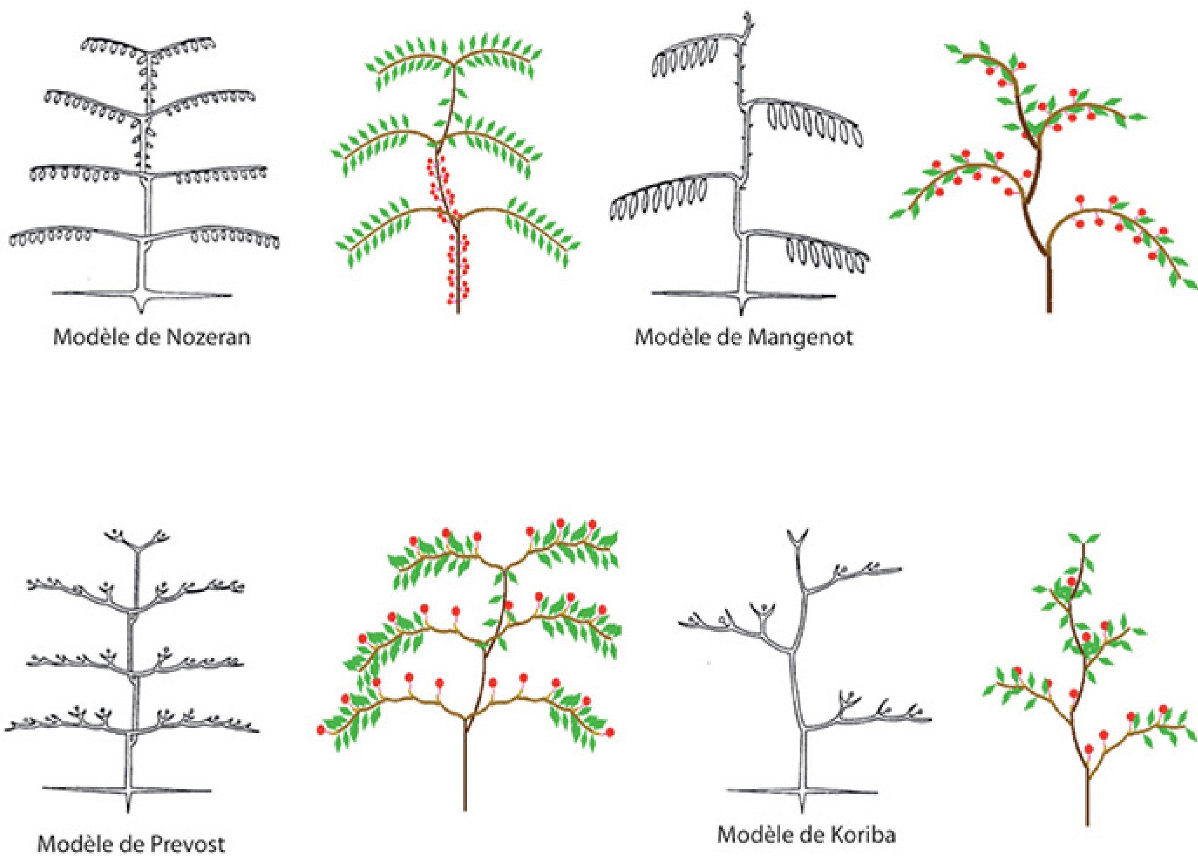



**Figure 3.26.** Ces modèles architecturaux ont en commun l'édification de troncs avec des relais sympodiaux.

Les branches multiplient les combinaisons possibles des caractères architecturaux. Notons que chez le modèle de Mangenot, les axes sont orthotropes au début, puis, par transition en continuité deviennent plagiotropes. Le cacaoyer suit le modèle de Mangenot, le *Sterculia*, le modèle de Koriba.

## Réitérations des modèles

Les modèles architecturaux peuvent reitérer. L'architecture se complexifie sans toute fois augmenter le nombre de types d'axes. On présente 3 exemples de modèles réitérés (figure 3.27).

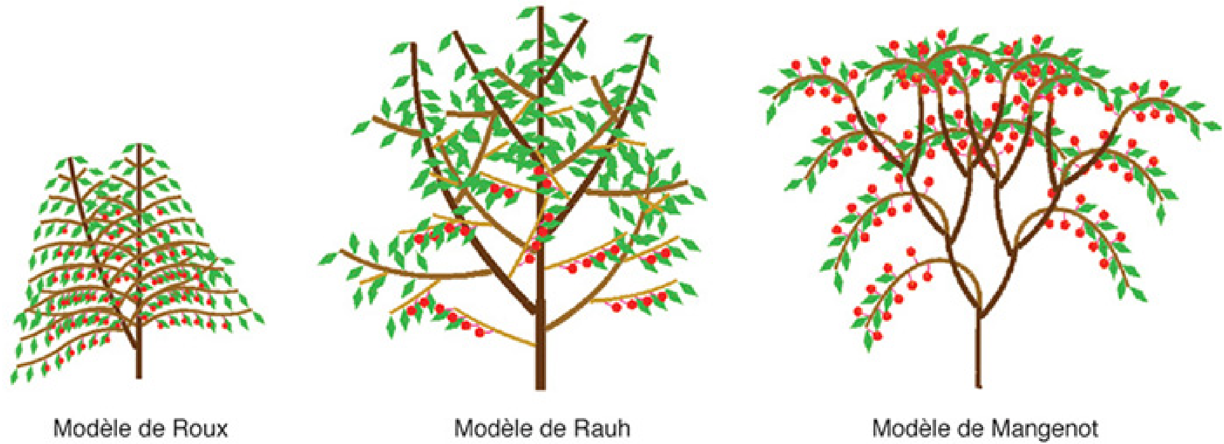



**Figure 3.27.** Réitérations de 3 modèles architecturaux : modèle de Roux, modèle de Rauh, modèle Mangenot.

## Simulation du développement et de l'architecture des arbres avec un automate à double échelle

L'automate botanique se révèle aussi performant que l'axe de référence lorsqu'il s'agit de simuler l'architecture sans passer par la biomasse, uniquement à partir du couplage géométrie des organes et du fonctionnement des méristèmes. Sans multiplier les âges physiologiques, on définit des fonctions simples qui modifient continûment les dimensions des organes entre les bornes inférieures et supérieures des axes de développement, et qui ont fait l'objet de mesures empiriques. La figure 3.28 montre un cryptomeria et un gingko simulées par le logiciel QingYuan.




**Figure 3.28.** Simulations du développement et de l'architecture de grands arbres par l'automate botanique de GreenLab avec le logiciel QingYuan (Liama).

**a** : *Cryptomeria japonica*, **b** : *Gingko biloba*.

# ⏵⏵ Structure simulée et structure potentielle

## Définition de la structure potentielle

Nous avons vu comment, à partir de la programmation d'un automate botanique, on peut simuler les structures végétales à développement continu ou rythmique. Les chapitres 1 et 2 mettent en évidence l'importance des pauses du fonctionnement des méristèmes dans le développement de la

structure. Ces pauses peuvent être soit d'origine structurelle (les rythmes, les retards au développement), soit aléatoires. Il est possible, grâce à la discrétisation du temps dans le modèle GreenLab de représenter la structure en mode chronologique (chapitre 1). Ce mode rend visible le fonctionnement des méristèmes par la matérialisation au même niveau des entités pauses et des entités phytomères dans la structure produite. Le mode topologique, en revanche, représente seulement la structure réalisée et l'information liée au temps d'apparition est perdue.

La simulation numérique d'un arbre aléatoire met en place des cohortes de phytomères créés par des méristèmes synchronisés dans leur fonctionnement et selon les règles de l'automate botanique. À chaque pas de temps, l'état d'un méristème est testé pour décider s'il met en place un nouveau phytomère, une pause, s'il avorte, etc. Par exemple, une pause correspond à une entité botanique vide qui ne peut pas ramifier, mais qui peut donner par filiation avec le processus de Bernoulli un phytomère. De même, l'avortement d'un bourgeon axillaire prive la structure d'une ramification. La structure simulée n'explore donc qu'une partie de la structure potentiellement réalisable, c'est-à-dire la structure qui serait générée si tous les méristèmes avaient fonctionné normalement, sans autres pauses que les pauses structurelles. On appelle **structure potentielle** la structure chronologique qui matérialise toutes les réalisations possibles des axes engendrés par les méristèmes. Théoriquement, cette structure peut être gigantesque, mais ses éléments constitutifs sont néanmoins dénombrables. Une structure stochastique simulée occupe donc simplement une partie de la structure potentielle. Toutes les structures simulées possibles qui peuvent être en très grand nombre sont contenues dans la structure potentielle.

## Exemple de structure potentielle

Soit une structure avec un seul âge physiologique, dont le nombre de bourgeons axillaires par phytomère est constant et vaut $m$. Tous les méristèmes sont synchronisés et ont un rythme égal à 1. Les probabilités de fonctionnement des méristèmes sont identifiées : le processus de Bernoulli fait développer les axes avec un paramètre $b$, la viabilité maintient les méristèmes en vie avec un paramètre $c$, et le taux de ramification immédiate des axillaires dépend du paramètre $a$. (chapitre 2). Ces probabilités de

fonctionnement se combinent entre elles pour donner une probabilité d'existence à tous les phytomères de la structure potentielle. Un phytomère peut donner deux types de filiation :

– par prolongement : le long d'un axe la probabilité d'existence d'un phytomère s'écrit en fonction de son rang $k$ : $P(k) = b \cdot c^k$. En effet, en absence de mortalité, le processus de Bernoulli rend équiprobables tous les phytomères de l'axe (probabilité $b$). Concernant la survie, les viabilités se multiplient en chaine (probabilité $c^k$) ;

– par ramification : pour un axe, si sa probabilité de ramifier est $a$, alors la probabilité d'existence d'un phytomère sur cet axe s'écrit en fonction de son rang $k$ : $P(k) = P\varphi \cdot a \cdot b \cdot c^k$. où $P\varphi$ est la probabilité d'existence du phytomère de l'axe porteur. En effet, l'axe ramifié ne peut exister que si le phytomère porteur existe.

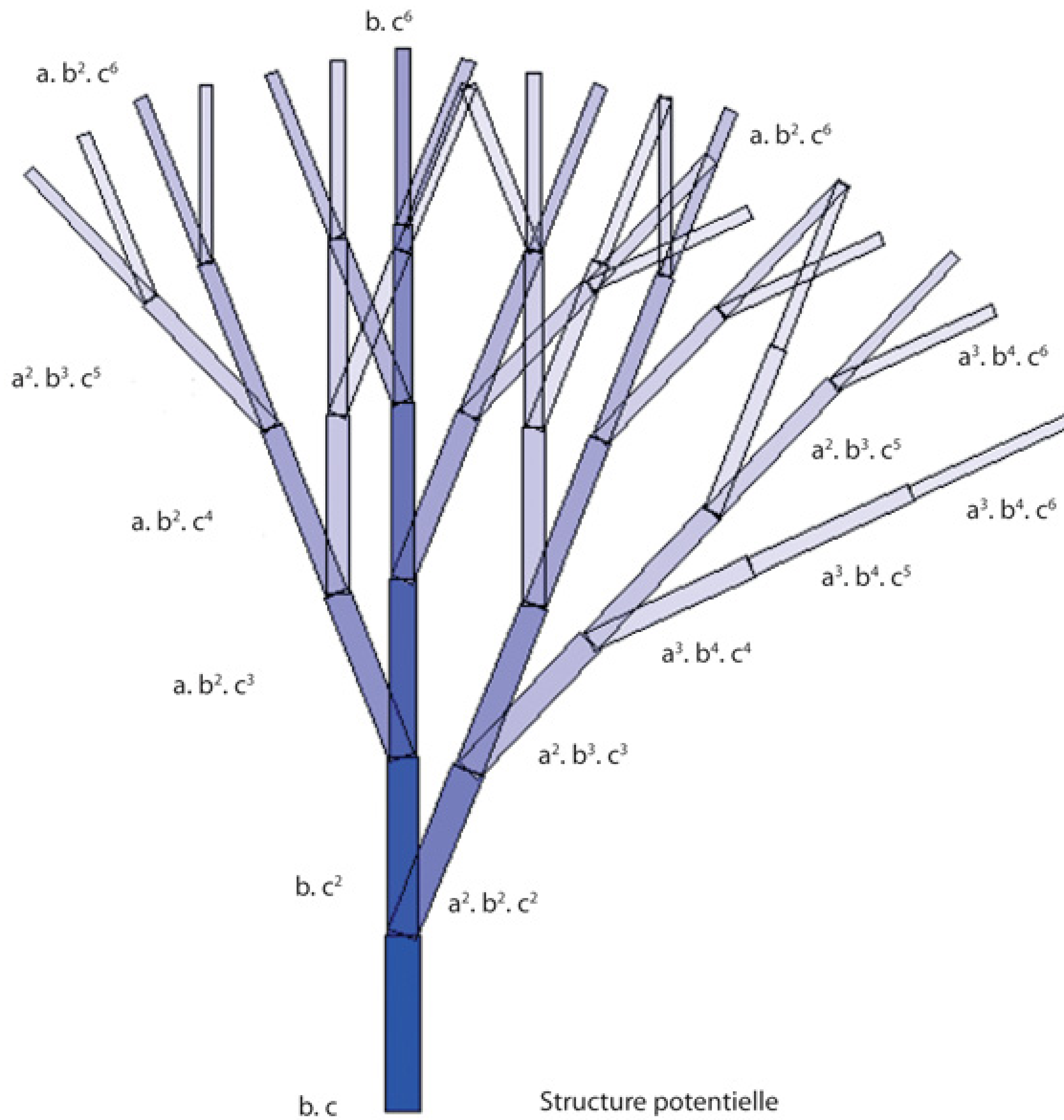



**Figure 3.29.** Structure potentielle (A) avec 6 cycles développement.

L'existence des entités botaniques dépend des paramètres *a* (ramification), *b* (Bernoulli), *c* (viabilité) de l'automate botanique. Dans la structure potentielle, tous les phytomères s'expriment, leur coloration est ici proportionnelle à la probabilité d'existence.

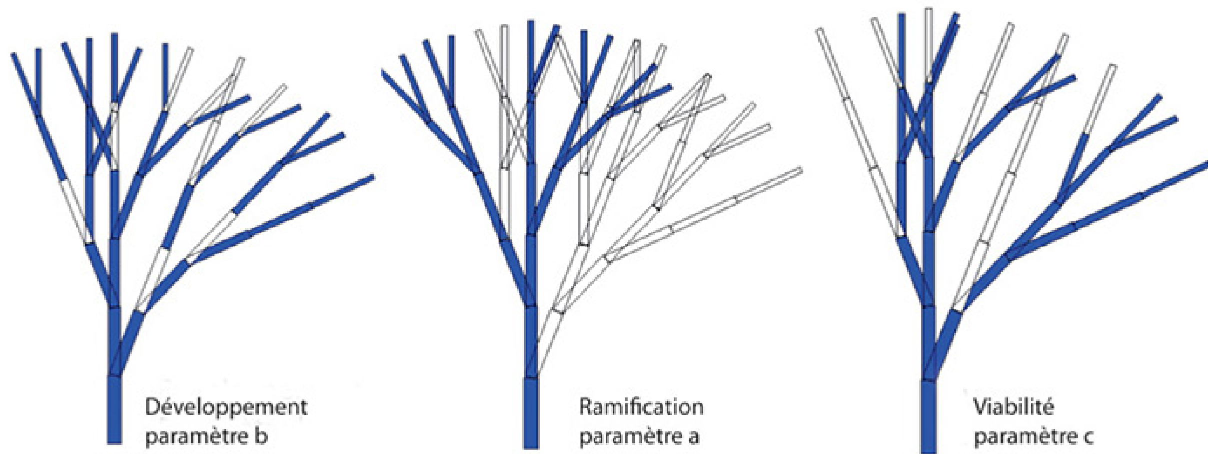



**Figure 3.30.** Le mode chronologique affiche les structures stochastiques simulées avec les pauses aléatoires des méristèmes (en blanc).

Chaque paramètre a une influence particulière. Le processus de Bernoulli (paramètre *b*) intercale des pauses le long des axes. Le taux de ramification (paramètre *a*) supprime des structures latérales. La viabilité (paramètre *c*) arrête le développement des axes.

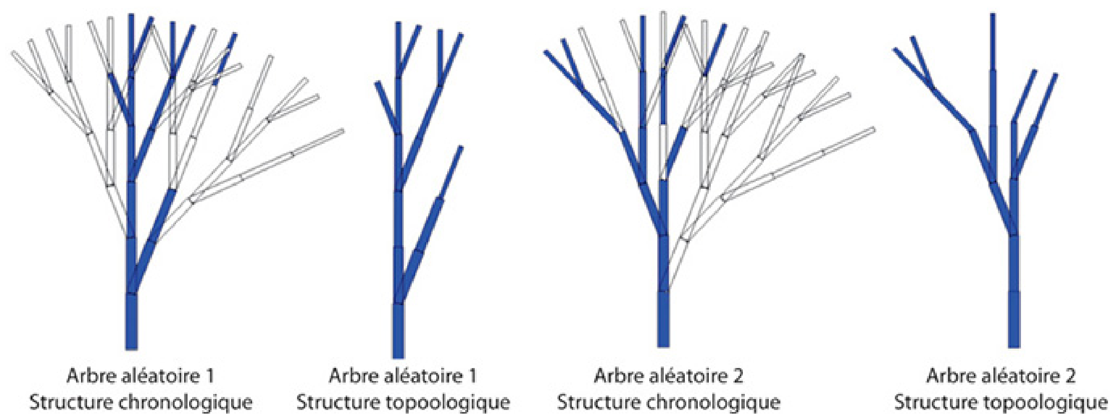



**Figure 3.31.** Tous ces paramètres engendrent des arbres aléatoires.

Les 2 structures chronologiques simulées sont toutes des sous-parties de la structure potentielle de la figure 3.29. La somme des probabilités de la structure potentielle pour les probabilités $a = 0,7$, $b = 0,8$, $c = 0,9$ choisies vaut $Nt = 16,8$ qui est l'espérance du nombre de phytomères réalisés. La moyenne de 200 simulations aléatoires donne $Ns = 17,4$ ce qui est en bon accord avec la valeur de $Nt$. La suppression des pauses donnent les structures topologiques réalisées, les seules observables.

À partir de la base de l'arbre, en explorant toute la structure potentielle (en ordre préfixé, par exemple) et en appliquant les règles de filiation des phytomères, on peut, par propagation, donner les probabilités d'existence de chaque phytomère de la structure potentielle. Notons que ces probabilités

peuvent ne pas être constantes : elles peuvent être indicées selon divers critères (âges physiologique, chronologique, ontogénique). La figure 3.29 détaille les probabilités d'existence des phytomères d'une structure simple engendrée par des cohortes de méristèmes identiques et synchronisés dont le fonctionnement dépend des paramètres $a$, $b$, $c$. Toutes les simulations stochastiques trouvent leur place dans la structure potentielle. Chaque paramètre produit un effet spécial (figure 3.30). Si l'on fait un grand nombre $T$ de simulations stochastiques en mode chronologique, elles criblent la structure potentielle et, si l'on regarde combien de fois un emplacement de la structure potentielle est impacté par un phytomère, alors ce nombre tendra en moyenne vers $P(x)$, $P(x)$ étant la probabilité d'existence du phytomère numéroté $x$ dans la structure. Il faut enlever les entités pauses pour visualiser la structure topologique résultante (figure 3.31). L'espérance mathématique du nombre de phytomères produits correspond à la somme des probabilités d'existence des phytomères de la structure. Nous verrons, dans les chapitres suivants (11 en particulier), que la structure potentielle est un outil important pour préparer l'assimilation des données à récolter sur le terrain dans l'estimation des paramètres de développement et de croissance.

## ⏩ À retenir

Basés sur les mêmes connaissances botaniques (l'âge physiologique), l'axe de référence et l'automate botanique sont équivalents pour simuler le développement de l'architecture végétale à partir du fonctionnement des méristèmes : ils gèrent correctement les répétitions et les transitions des âges physiologiques. Mais leur usage est plus ou moins pertinent selon les situations.

Si on reste dans l'association développement-architecture, sans passer par la biomasse (croissance), l'axe de référence tel qu'il est simulé par le logiciel AmapSim est un bon point de vue. Une fois la maîtrise de la caractérisation des âges physiologiques sur les plantes observées, la méthode s'applique assez rigoureusement. On peut assez facilement suivre l'évolution du programme morphogénétique qui pilote l'établissement de l'architecture en choisissant des points de contrôle à divers stades de développement qui permettent de fixer le fonctionnement des méristèmes et les dimensions des

organes qui ne jouent ici qu'un rôle figuratif. Les valeurs intermédiaires sont obtenues par interpolation, ce qui permet la simulation continue du développement et de l'architecture de grands arbres. Le nombre d'étapes de développement est sans importance, ce qui compte c'est le nombre de points de contrôle qui reste petit grâce à l'efficacité de l'interpolation.

La méthode n'est cependant pas sans inconvénient, du moins chez les arbres. Le temps de calcul est proportionnel au nombre de phytomères de la structure, qui peut se révéler très grand pour un arbre (plusieurs centaines de milliers). Chaque simulation de plante, à un âge donné, est une réalisation aléatoire du processus stochastique de développement identifié sur la plante. Quelle est la moyenne ou la variance du nombre de phytomères produits ? Pour répondre à cette question, il faut simuler un échantillon de plantes, d'effectif suffisant, pour obtenir une statistique représentative de la population. Dans la pratique, le coût en temps de calcul de cette opération est prohibitif. Enfin, l'axe de référence ne prend pas explicitement les pauses structurelles ou aléatoires des méristèmes et ne s'occupe que des phytomères réalisés. Dans les simulations des plantes computationnelles, l'information relative à l'âge chronologique est donc perdue. Tel quel, l'axe de référence couple organogenèse et architecture et il ne peut pas simuler la croissance par l'absence de prise en considération des entités pauses.

Si on aborde l'association croissance-architecture, comme on le verra au chapitre 5, le problème est différent. Les organes sont fonctionnels et leurs dimensions résultent du fonctionnement photosynthétique. Ces dimensions sont obtenues à partir de la biomasse qui les constitue en faisant jouer la densité et des coefficients de forme appelés allométries. Les paramètres liés au fonctionnement des organes qui permettent de calculer la production de la biomasse et sa répartition dans la plante sont cachés et doivent être estimés par méthode inverse à partir des dimensions des organes. Il est impératif que le nombre de ces paramètres soit réduit c'est-à-dire que le nombre d'âges physiologiques soit minimal. Or, la multiplication des âges physiologiques dans l'axe de référence pour suivre l'évolution de la taille des organes provient justement de l'absence de prise en compte de la croissance. Dans la réalité, le nombre d'âges physiologiques est petit même chez un grand arbre dans lequel les botanistes ne distinguent jamais plus de 6 types d'axes. Si les dimensions des organes changent le long de l'âge

chronologique, à l'intérieur d'un âge physiologique c'est en raison de l'évolution de l'offre sur la demande (chapitre 5), mais les paramètres du fonctionnement des organes restent stables. L'automate botanique du modèle GreenLab est bien adapté à cette situation, il opère avec le petit nombre d'âges physiologiques identifiés par l'analyse architecturale et qui correspond aux types d'axes. Il gère explicitement l'âge chronologique et reproduit les entités des pauses et les phytomères au même niveau. Son caractère visuel et combinatoire permet de construire des interfaces faciles à programmer. L'automate factorise la plante en sous-structures qui dépendent des âges chronologique et physiologique (Yan *et al.*, 2002), y compris dans le cas stochastique (Kang *et al.*, 2003). Il permet de construire des opérateurs qui mettent en équation le développement (chapitre 4) et calculent la demande de la plante. Ces équations sont essentielles pour le calcul direct du nombre d'organes sans passer par la simulation de la structure topologique. Il en résulte un gain très important en temps de calcul et en mémoire, qui permet la mise en œuvre des méthodes inverses pour identifier les paramètres de la croissance (chapitres 11, 12 et 13).

# Chapitre 4

# Dénombrement des phytomères produits par les structures végétales : les opérateurs du développement

PHILIPPE DE REFFYE, MENGZHEN KANG

Jonathan Leroux et Daniel Auclair ont également contribué à ce chapitre

Lorsque l'on simule le développement d'une structure végétale jusqu'à un âge donné, un des résultats attendus est le dénombrement des cohortes de phytomères produits, ainsi que celui de leurs différents types d'organes, à tous les stades de développement et selon leurs âges physiologiques. En général, lorsqu'une structure végétale est engendrée par une grammaire, selon des règles basées sur les relations entre les entités botaniques, elle est décrite sous la forme d'une structure topologique qui est une suite de symboles et qui peut être très volumineuse, mais qui contient tous les éléments créés et permet de les dénombrer. Si on doit parcourir toute la structure pour la dénombrer, le temps nécessaire sera proportionnel au nombre de phytomères produits. La méthode trouve très vite ses limites, car le temps de calcul peut augmenter exponentiellement avec le stade de développement (des millions de phytomères chez les grands arbres !).

La solution idéale serait de pouvoir éviter la structure topologique simulée et trouver des formules mathématiques ou des algorithmes pour calculer les nombres d'organes produits à chaque pas de temps en fonction des paramètres de l'automate botanique. Le temps de calcul ne dépendrait plus de leurs nombres, mais de la durée de développement allouée à la structure.

La recherche des équations donnant la production d'organes n'a pas fait l'objet d'une attention particulière dans le domaine de la simulation des plantes, sans doute parce que l'image de synthèse était le principal objectif et que les architectures étaient de taille réduite. Les arbres binaires de Catalan sont un premier exemple ancien. Mais on peut citer plus récemment Frankin (1972) qui a fait une étude théorique de nature combinatoire sur la production des phytomères du cotonnier. Le cas des arbres combinatoires a été abordé en profondeur par Janey (1992). Ces arbres, qui peuvent être très volumineux, sont traités à la fois sur les plans du calcul matriciel et de la simulation, mais ils sont loin d'être des arbres botaniques.

À partir de l'automate botanique (chapitre 3), le modèle GreenLab permet de déduire et de construire des opérateurs de développement efficaces qui concentrent l'information et qui dénombrent rapidement par factorisation, les phytomères et les organes des structures végétales de grande dimension dotées d'une organisation topologique complexe s'inscrivant dans la structure potentielle. L'exploration de la structure topologique générée par la simulation informatique de la plante n'est plus nécessaire. Ces opérateurs sont utiles non seulement pour calculer l'organogénèse d'une structure, mais aussi pour contribuer au calcul rapide de la demande, dans le cas des relations sources-puits et permettre ainsi l'emploi des méthodes inverses (chapitre 5). Le but du chapitre est d'explorer diverses méthodes de comptage allant de la simple formule à des algorithmes qui se complexifient avec le type de structure pour dénombrer les phytomères produits pendant le développement, y compris dans le cas stochastique qui est le plus général.

## ⏩ Modèles d'arbres aléatoires simples calculables par formule

On peut définir des types d'arbres théoriques dont les caractéristiques simples permettent de dénombrer par des formules les espérances mathématiques des catégories de phytomères en fonction du nombre de cycles de développement (CD). Ces arbres ont des méristèmes dont le fonctionnement dépend des paramètres de ramification, de développement et de viabilité *a*, *b*, *c* tels que définis dans le chapitre précédent, et du rapport de rythme *w*. La moyenne d'un nombre suffisant de simulations aléatoires d'un même arbre doit converger vers les valeurs calculées.

### Variabilité des structures stochastiques simulées

#### Variabilité des arbres binaires de Catalan

Les arbres binaires de Catalan sont des arbres mathématiques binaires dont on sait calculer le nombre de structures possibles, pour un même nombre de feuilles produites en bout d'axes. Une formule simple donne ce nombre *Nf*(*n*) en fonction du nombre de feuilles *n*, $C_i^j$ étant le coefficient du binôme de Newton :

$$Nf\,(n) = \frac{C_{2n}^{n}}{n+1}$$

Les nombres obtenus sont les « nombres de Catalan ». Ainsi, la suite 1, 1, 2, 5, 14, 42, 132, 429, 1430, 4862, etc. représente ces nombres pour *n* variant de 1 à 10. Pour 4 feuilles, il y a cinq possibilités affichées (figure 4.1). Le nombre de structures devient rapidement très grand.

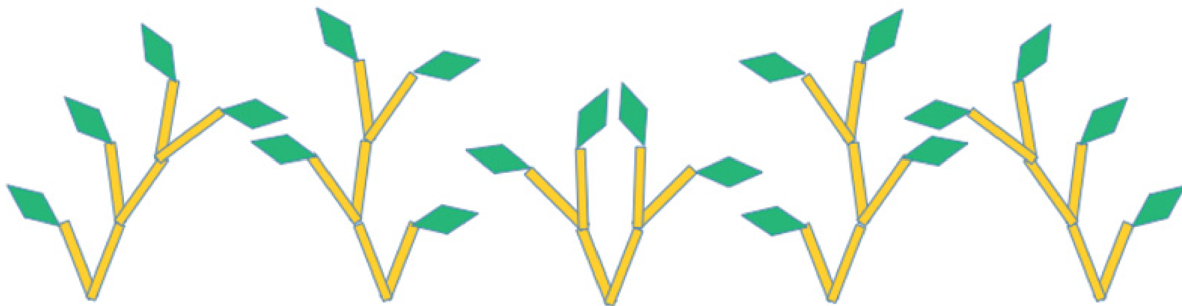


**Figure 4.1.** Les cinq arbres binaires de Catalan obtenus pour 4 feuilles terminales.

On notera que ces arbres ne sont pas issus d'un même âge chronologique (ici 2 et 3 CD) et que les feuilles appartiennent à des cohortes différentes. Ils ne sont pas donc pas botaniques.

#### Variabilité des arbres botaniques du modèle GreenLab

L'approche est différente pour les arbres botaniques. Il s'agit d'énumérer le nombre de structures possibles à un âge donné, plutôt que le nombre de structures possibles pour un même nombre de phytomères réalisés qui correspondent à un mélange d'âges de développement. S'il n'existe qu'une seule structure potentielle engendrée par l'automate botanique, le nombre de différentes structures stochastiques simulées qu'elle contient croît très vite en fonction de l'âge en cycles de développement. Rappelons que les structures peuvent être représentées en mode chronologique ou en mode topologique (quand on supprime les pauses). Les structures topologiques sont moins

nombreuses que les structures chronologiques, car deux structures chronologiques différentes peuvent donner une même structure topologique. Dans cette dernière, la seule observable pratiquement, le temps n'est plus explicitement visible.

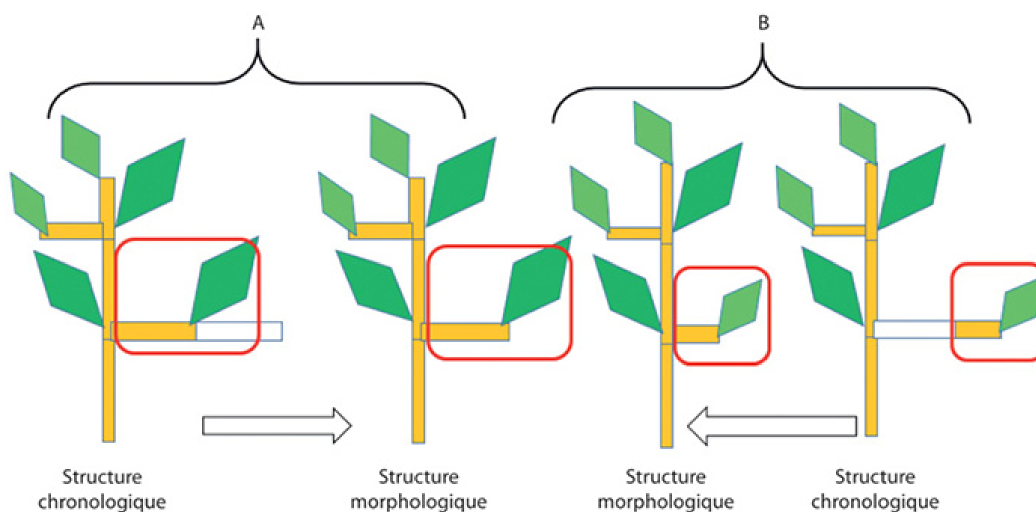



**Figure 4.2.** Les plantes A et B âgées de 3 CD ont des structures chronologiques et morphologiques différentes.

Après la suppression des pauses, elles ont la même structure topologique (les organes sont au même emplacement). Si on considère la croissance des organes, les structures morphologiques sont différentes car les organes ne sont pas apparus au même moment et n'ont donc pas la même durée d'expansion (voir le phytomère dans l'encadré).

Cependant si le développement apparent est le même, il n'en sera pas ainsi pour la croissance des organes avec les relations sources-puits (chapitres 5 et 6), car les phytomères n'ont pas été formés au même moment. Chaque structure chronologique donne naissance à une structure morphologique différente, car les organes ont des volumes qui dépendent de leurs dates de création (figure 4.2).

En partant de la structure potentielle qui présente une ramification à chaque phytomère (chapitre 3, figure 3.29), qui contient $Nb$ entités botaniques possibles (phytomères ou pauses), il existe théoriquement $2^{Nb}$ arbres chronologiques possibles par l'adjonction au hasard dans cette structure potentielle, d'une, deux, … $Nb$ entités pauses à l'intérieur, nombre rapidement gigantesque. Mais tous ces arbres ne correspondent pas nécessairement à des arbres botaniques (sauf dans le cas d'une tige non ramifiée). En effet, seuls les phytomères réalisés peuvent porter une ramification (figure 4.3).

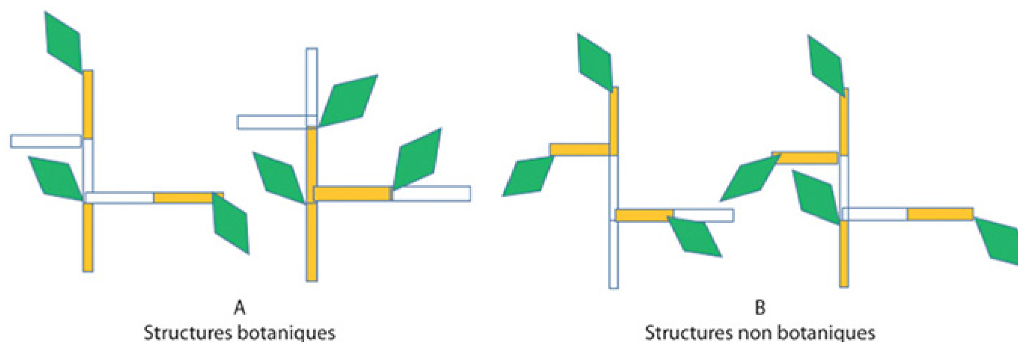



**Figure 4.3.** L'automate botanique ne génère pas toutes les structures possibles car une ramification ne peut pas être portée par une entité pause.

Ainsi, les 2 structures du groupe A sont botaniques, mais celles du groupe B sont impossibles, elles sont exclues du modèle GreenLab.

Il faut donc compter seulement les plantes dont le développement résulte du processus de Bernoulli appliqué aux méristèmes. Il y a 30 structures botaniques possibles âgées de 3 CD pour la plante de la figure 4.2, alors qu'il y a $Nb = 2^6 = 64$ possibilités de répartir les pauses au hasard dans la structure. Il y a donc 34 arbres non botaniques sur les 64 de l'ensemble, soit plus de la moitié.

Ce petit exemple montre que le nombre de structures différentes en fonction de l'âge chronologique devient rapidement gigantesque. Elles sont toutes contenues dans une unique structure potentielle, et c'est cette dernière qui nous intéresse, pour caractériser le développement et le fonctionnement moyens de la population des plantes aléatoires simulées.

## Arbres aléatoires calculables par formule

Considérons trois modèles botaniques architecturaux (figure 4.4) à croissance continue, leurs phytomères peuvent être dénombrés à l'aide de formules explicites dans le cas stochastique, sous la dépendance des paramètres du fonctionnement des méristèmes, dénommés précédemment *a*, *b*, *c*, et de l'âge chronologique en CD.

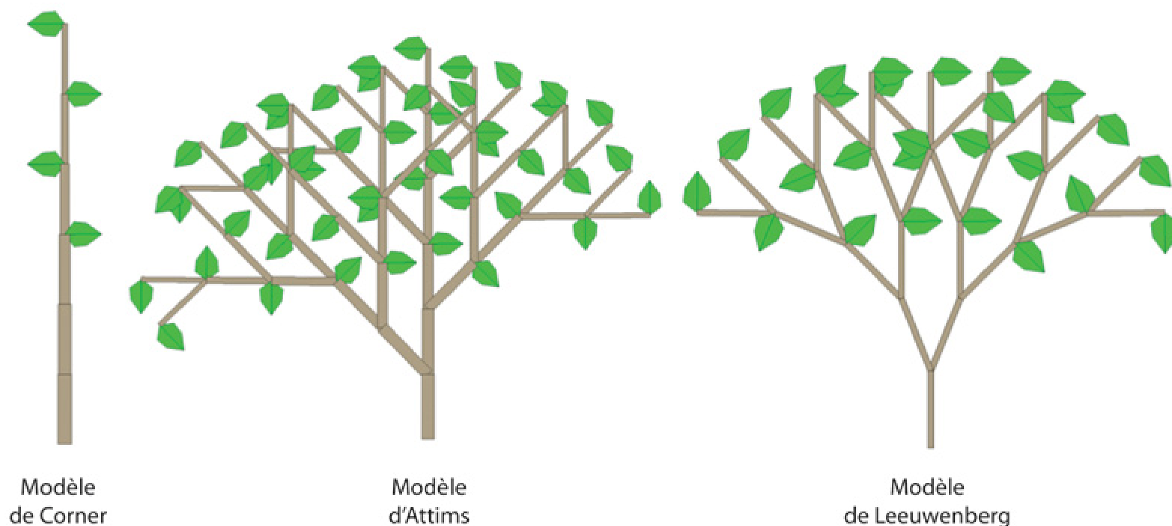



**Figure 4.4.** Modèles botaniques de Corner (palmier), d'Attims (eucalyptus) et de Leeuwenberg (manioc).

Ils ont une production de phytomères calculables par des formules basées sur le fonctionnement des méristèmes.

Les manières de calculer le nombre de phytomères peuvent être diverses (par ordre de ramification, par cohorte, par structure) et s'adaptent selon le type de structure considérée (figure 4.5).

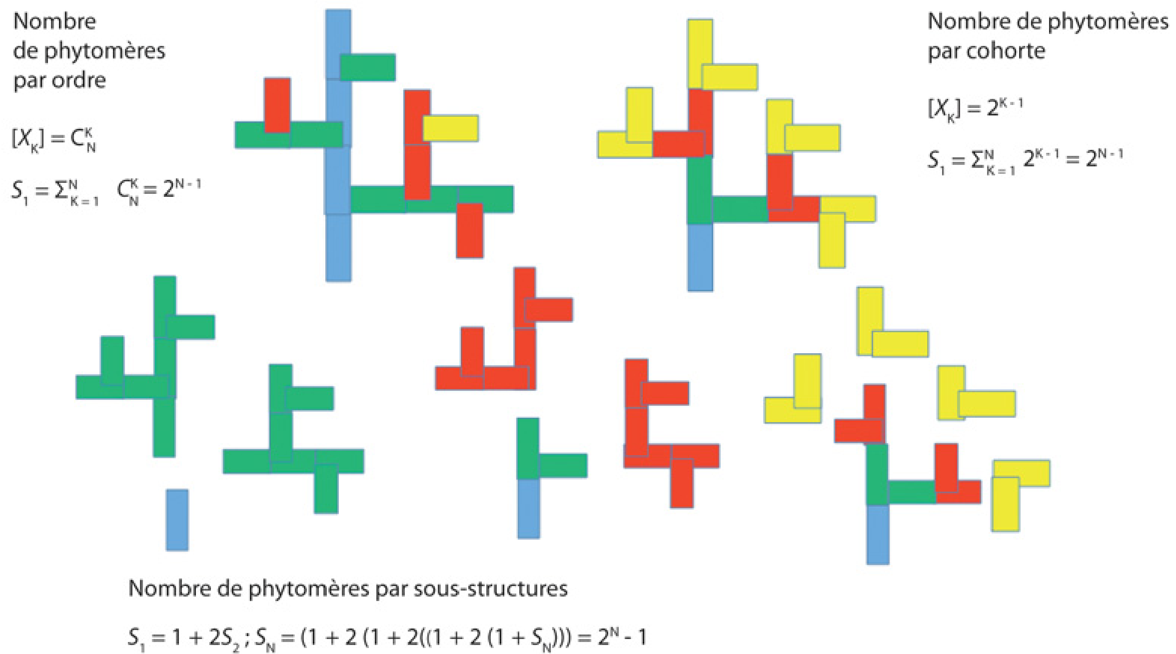



**Figure 4.5.** Différentes possibilités de dénombrement des phytomères produits dans une structure végétale.

On prend comme exemple une structure binaire avec 4 âges physiologiques et 4 cycles de développement. Selon ce point de vue, on peut procéder différemment : par ordre de ramification pour les structures monopodiales, par cohorte pour les structures sympodiales, par factorisation en sous-structures.

La production de phytomères par ces modèles a été étudiée par De Reffye (1981).

### Modèle de Corner

C'est le cas le plus simple de la plante non ramifiée. L'espérance mathématique du nombre de phytomères total $X_N$ produits depuis le cycle 1 jusqu'à $N$ dépend des probabilités $b$ (le processus de Bernoulli) et $c$ (la viabilité). Le calcul donne :

$$E[X_N] = b \cdot c \cdot (1 - c^N) / (1 - c)$$

Lorsque $N$ devient grand le développement finit par s'arrêter suite à la mort du méristème. La moyenne de la population d'axes tend vers la limite $X_L$ :

$$X_L = E[X_N] = b \cdot c / (1 - c)$$

### Modèle de Leeuwenberg

Ce modèle est dit à développement sympodial et le développement de la structure possède un caractère exponentiel pour le nombre de phytomères fabriqués. La structure est constituée d'un empilement de modules ramifiés. Un méristème meurt après la mise en place d'un module et des axillaires en nombre $m$ prennent le relais. Seuls les paramètres $m$ et $a$ sont nécessaires à la construction de la structure. Au cycle $N$, l'espérance du nombre de phytomères formés vaut :

$$E\left[X_N\right] = 1 + m \cdot a + (m \cdot a)^2 + ... + (m \cdot a)^N = \frac{1-(m \cdot a)^{N+1}}{1-m \cdot a}$$

### Modèle d'Attims limité à un seul âge physiologique

Ce modèle est dit à développement monopodial. On désigne ici par $K$ l'ordre de ramification ($K$ = 1 pour le tronc). Pour les besoins du calcul, on suppose que tous les axes sont des réitérations et partagent donc les mêmes valeurs des paramètres $m$, $a$, $b$, $c$, définis précédemment, quels que soient leurs ordres de ramification. La structure potentielle est affichée au chapitre 3 en figure 3.29. Si l'on suppose que l'ordre de ramification est illimité, la formule suivante, semblable à une fonction génératrice, donne l'espérance du nombre total de phytomères produits au cycle $N$ :

$$E\left[X_N\right] = \frac{b \cdot c \cdot \left( (c \cdot (1 + m \cdot a \cdot b))^N - 1 \right)}{c \cdot (1 + m \cdot a \cdot b) - 1} \quad (1)$$

L'espérance du nombre de phytomères produits au cycle $N$ à l'ordre $K$, (i.e. l'âge physiologique $K$ dans ce cas), noté $X_N(K)$ est donné par la formule :

$$E\left[X_N\left(K\right)\right] = \frac{b \cdot c \cdot (m \cdot a \cdot b \cdot c)^K}{K!} \cdot \frac{\partial}{\partial c^K} \left( c^K \cdot \left(1 - c^{N-K}\right)\right) \quad (2)$$

L'expression de la dérivée d'ordre $K$ de la fonction $c^K(1 - c^{N-K})$ peut se développer :

$$E[X_N(K)] = b \cdot c \cdot (m \cdot a \cdot b \cdot c)^{K-1} \cdot \left( \sum_{i=0}^{N-K} C_{K-1+i}^{K-1} \cdot c^i \right)$$

**Tableau 4.1.** Comparaison entre les nombres de phytomères calculés (espérances mathématiques calculées selon les équations présentées ci-dessus) et les nombres moyens de phytomères issus de 200 simulations aléatoires à l'âge 4 pour différentes valeurs de $m$, $a$, $b$, $c$.

| | **Nombre d'arbres simulés** | **Ordre 1 total phytomères** | **Ordre 2 total phytomères** | **Ordre 3 total phytomères** | **Ordre 4 total phytomères** | **Valeurs des paramètres *m*, *a*, *b*, *c*** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Exemple 1** | | | | | | |
| Théorie | | 328 | 128 | 19 | 2 | 1,0 ; 0,6 ; 0,5 ; 0,9 |
| Simulation | 200 | 315 | 135 | 26 | 2 | |
| **Exemple 2** | | | | | | |
| Théorie | | 187 | 74 | 18 | 2 | 3,0 ; 0,3 ; 0,4 ; 0,6 |
| Simulation | 200 | 182 | 78 | 18 | 4 | |
| **Exemple 3** | | | | | | |
| Théorie | | 330 | 284 | 120 | 20 | 2,0 ; 0,5 ; 0,7 ; 0,8 |
| Simulation | 200 | 350 | 289 | 134 | 19 | |
| Exemple 4 | | | | | | |
| Théorie | | 262 | 236 | 120 | 26 | 1,0 ; 1,0 ; 1,0 ; 0,6 |
| Simulation | 200 | 240 | 239 | 132 | 27 | |

Le tableau 4.1 donne le nombre total moyen de phytomères fabriqués pour des échantillons de 200 arbres aléatoires à l'ordre 4 de ramification et l'âge 4 CD pour différentes valeurs de $m$, $a$, $b$, $c$. Les résultats de ces simulations aléatoires sont en accord avec les espérances mathématiques calculées selon les équations présentées ci-dessus. Si $c\ (1 + m \cdot a \cdot b) > 1$, la moyenne de la population croîtra indéfiniment avec $N$, bien que tous les axes arrêtent leur développement, au bout d'une période aléatoire, par la mort du méristème terminal.

## Modèle d'Attims avec deux âges physiologiques

Dans ce cas, il existe une structure porteuse d'âge physiologique 1 qui met en place des ramifications d'âge physiologique 2. Les deux systèmes réitèrent et ont leurs propres paramètres de développement $m_1$, $a_1$, $b_1$, $c_1$ et $m_2$, $a_2$, $b_2$, $c_2$. Les formules de dénombrement précédentes (1) et (2) se généralisent. Pour la production de phytomères d'âge physiologique 1, $X_N^1$, on a la même formule que

précédemment à l'âge $N$ en cycle de développement, en fonction des paramètres liés à l'âge physiologique 1 :

$$E\left[X_N^1\right] = \frac{b_1 \cdot c_1 \cdot \left((c_1 \cdot (1+m_1 \cdot a_1 \cdot b_1))^N - 1\right)}{c_1 \cdot (1+m_1 \cdot a_1 \cdot b_1) - 1} \text{ (3)}$$

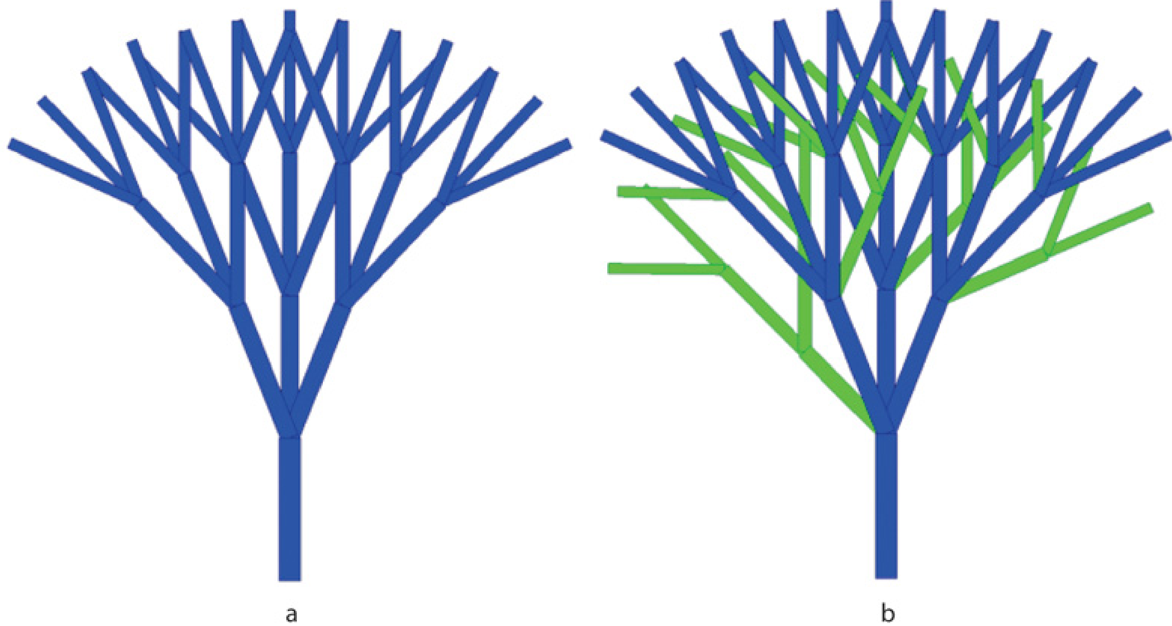
Les deux ensembles de paramètres contribuent à la détermination du nombre de phytomères produits $X_N^2$ de l'âge physiologique 2.

$$E\left[X_N^2\right] = (m_2 \cdot a_2 \cdot b \cdot_2 c_2) \cdot b_1 \cdot c_1 . \left(\frac{(c_1+m_1 \cdot a_1 \cdot b_1 \cdot c_1)^N - (c_2+m_2 \cdot a_2 \cdot b \cdot_2 c_2)^N}{(c_1+m_1 \cdot a_1 \cdot b_1 \cdot c_1) - (c_2+m_2 \cdot a_2 \cdot b \cdot_2 c_2)} - \frac{(c_1+m_1 \cdot a_1 \cdot b_1 \cdot c_1)^N - 1}{(c_1+m_1 \cdot a_1 \cdot b_1 \cdot c_1) - 1}\right) \text{ (4)}$$

Dans un premier exemple, en fixant toutes les probabilités à 1 et en choisissant $m_1$= 2 et $m_2$= 1, on dénombre les phytomères produits à l'âge 4 pour les deux âges physiologiques. On peut vérifier directement le résultat dans les figures 4.6a et 4.6b :

$$E\left[X_4^1\right] = \frac{(3^4-1)}{3-1} = 40 \text{ et}$$

$$E\left[X_4^2\right] = \frac{(3^4-2^4)}{3-2} - 40 = 25$$



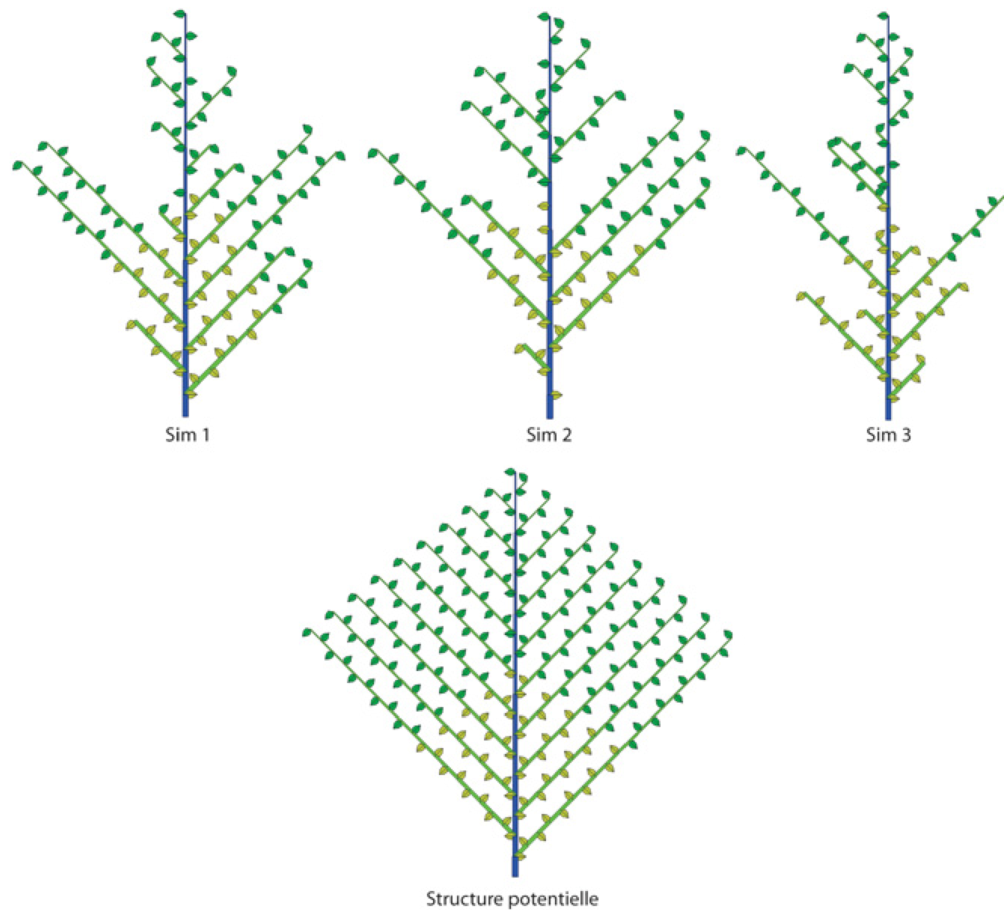



**Figure 4.6.** Structures potentielles d'arbres simples calculables par des formules combinatoires dépendant de l'âge chronologique.

**a** : avec un seul âge physiologique, on définit le nombre d'axillaires par nœud $m_1 = 2$ et les probabilités associées au fonctionnememt des méristèmes $a_1$, $b_1$, $c_1$. **b** : avec deux âges physiologiques, on définit les nombres d'axillaires par nœud $m_1$ = 2 et $m_2$ = 1 et les probabilités associées au fonctionnement des méristèmes $a_1$, $b_1$, $c_1$ et $a_2$, $b_2$, $c_2$. Avec deux âges physiologiques, on définit les nombres d'axillaires par nœud $m_1$ = 0 (pas de réitérations) et $m_2$ = 1 et les probabilités associées au fonctionnement des méristèmes $a_1$ = 0, $b_1$ = 0,8, $c_1$ = 1 et $a_2$ = 1, $b_2$ = 0,8, $c_2$ = 0,9. On compare trois simulations à la structure potentielle.

Dans un deuxième exemple, sans réitération, en fixant les probabilités $b_1$ = 0,8 ; $c_1$ = 1 et $a_2$ = 1 ; $b_2$ = 0,8 ; $c_2$ = 0,9 avec $m_2$ = 1 ; on dénombre les phytomères produits à l'âge 20 pour les deux âges physiologiques, pour 30 simulations stochastiques dont la moyenne est comparée à la production de la structure potentielle. À cause de la mortalité, toutes les branches arrêtent leurs développements plus ou moins tard.

Pour les simulations stochastiques, on a : $E\left[X_{20}^1\right] = 16{,}3 \quad E\left[X_{20}^2\right] = 64{,}4$ ; pour la structure potentielle, on a : $E\left[X_{20}^1\right] = 16{,}2 \quad E\left[X_{20}^2\right] = 65{,}8$ ; l'accord est satisfaisant.

## Arbres aléatoires avec des axes à durée de vie limitée

Dans ce deuxième cas, on s'intéresse au nombre d'axes vivants qui restent présents sur l'arbre après élagage des axes, lorsqu'ils ont atteint une taille maximale fixée et qu'ils meurent. On pose que la durée de vie en cycles des axes est constante selon leur type et vaut, en cycles, $t_K$ à l'ordre $K$. On

suppose $K \leq 4$. La valeur $t_1$ est par définition l'âge de l'arbre en cycles de développement. De plus on se place ici dans le cas du mode ontogénique où tous les méristèmes d'une même ramification avortent ensemble, et qui correspond au cycle auquel une branche d'ordre 2 atteint sa taille maximum. On a évidemment : $t_1 > t_2 > t_3 > t_4$. Le paramètre viabilité $c$ n'intervient plus ici, il est remplacé par la notion de durée de vie fixe. Les paramètres $m$, $a$ et $b$ sont conservés.

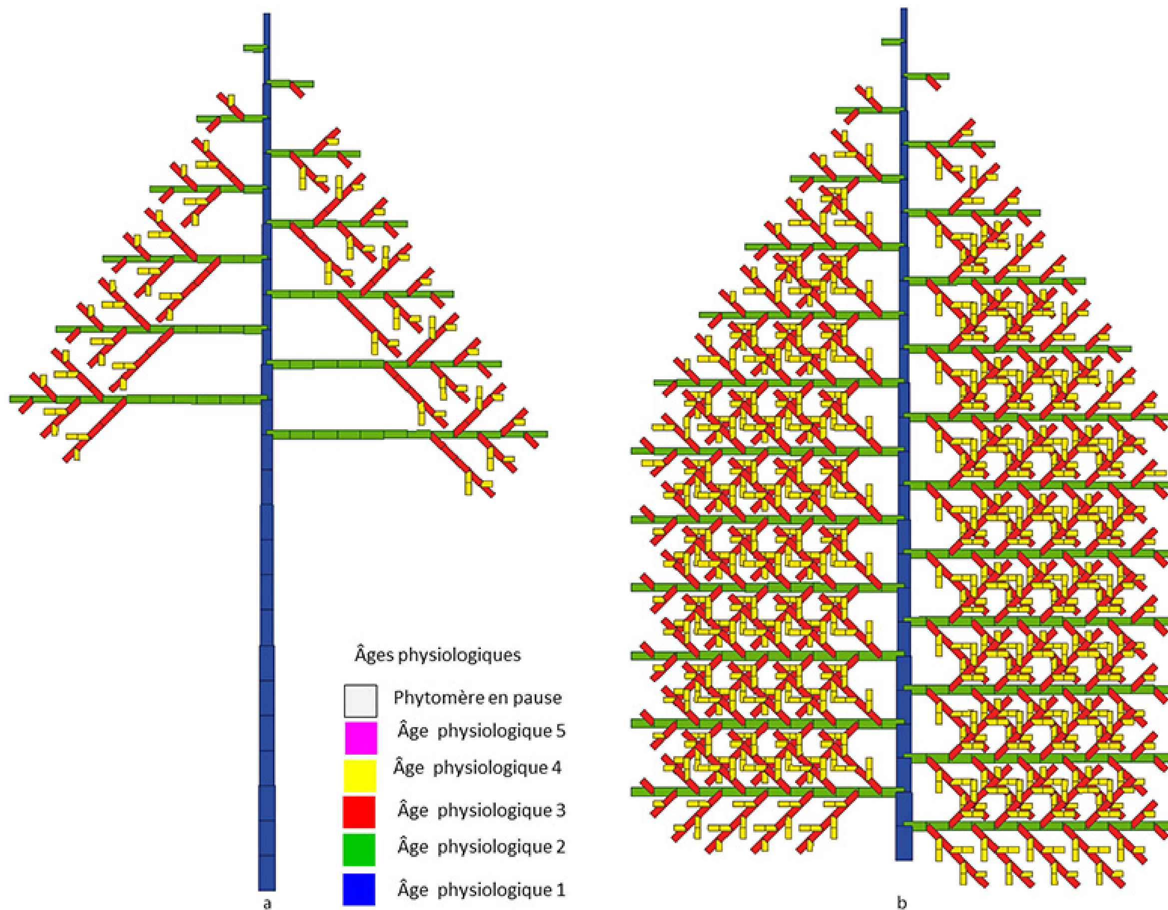



**Figure 4.7.** Exemple d'arbre simple simulé en mode ontogénique et limité à 4 âges physiologiques.

Les probabilités $a$, $b$, $c$ sont fixées à 1 dans la figure pour visualiser la structure potentielle. Âge : $N$ = 25 cycles. Nombre d'axillaires par nœuds : $m$ = 1. Durée de vie des axes d'ordre 2 : $t_2$ = 12. Durée de vie des axes d'ordre 3 : $t_3$ = 5. Durée de vie des axes d'ordre 4 : $t_4$ = 2. Les structures s'élaguent en fin de développement. La production d'un tel arbre est calculable par des formules. À l'âge 25 CD, la production instantanée pour les âges physiologiques 1, 2, 3, 4 est respectivement : 1, 12, 45, 58 phytomères. Elle correspond à la structure des axes morts **(a)** et pour la production cumulée : 25, 78, 125, 82 phytomères qui correspond à la structure non élaguée **(b)**.

Les formules suivantes sont valables pour $t_2 < N < t_1$ et pour des arbres qui ont un axillaire par nœud.

Nombre de nouveaux phytomères qui apparaissent au cycle $N$ pour chaque ordre :

$$
\begin{aligned}
&E\left[X_N^1\right] = b \cdot C_N^0 \\
&E\left[X_N^2\right] = m \cdot a \cdot b^2 \cdot C_{t_2}^1 \\
&E\left[X_N^3\right] = m^2 \cdot a^2 \cdot b^3 \cdot \left(C_{t_3+1}^2 + (t_2 - t_3 - 1) \cdot C_{t_3}^1\right) \\
&E\left[X_N^4\right] = m^3 \cdot a^3 \cdot b^4 \cdot \left(\begin{array}{l} C_{t_4+2}^3 + (t_2 - t_4 - 2) \cdot C_{t_4+1}^2 + \\ \frac{(t_3-t_4-1)\cdot(t_3-t_4)}{2} \cdot C_{t_4}^1 + (t_2 - t_3 - 1) \cdot (t_3 - t_4 - 1) \cdot C_{t_4}^1 \end{array}\right)
\end{aligned} \qquad (5)
$$

Nombre total de phytomères par ordre, présents sur l'arbre au cycle $N$ pour chaque ordre :

$$
\begin{aligned}
&E\left[X_N^1\right] = b \cdot C_N^1 \\
&E\left[X_N^2\right] = m \cdot a \cdot b^2 \cdot C_{t_2+1}^2 \\
&E\left[X_N^3\right] = m^2 \cdot a^2 \cdot b^3 \cdot \left(C_{t_3+2}^3 + (t_2 - t_3 - 1) \cdot C_{t_3+1}^2\right) \\
&E\left[X_N^4\right] = m^3 \cdot a^3 \cdot b^4 \cdot \left(\begin{array}{l} C_{t_4+3}^4 + (t_2 - t_4 - 2) \cdot C_{t_4+2}^3 + \frac{(t_3-t_4-1)\cdot(t_3-t_4)}{2} \cdot C_{t_4+1}^2 + \\ (t_2 - t_3 - 1) \cdot (t_3 - t_4 - 1) \cdot C_{t_4+1}^2 \end{array}\right)
\end{aligned} \qquad (6)
$$

La figure 4.7 nous montre une réalisation particulière d'un arbre avec des axes à durée de vie constante pour un modèle d'Attims à l'ordre 4. La production est dénombrée dans le tableau 4.2.

**Tableau 4.2.** Production d'un arbre suivant le modèle d'Attims avec des axes à développement fini.

| Ordre de ramification | Nombre de phytomères produits par ordre au cycle 25 | Nombre total de phytomères |
|---|---|---|
| Ordre 1 | 1 | 25 |
| Ordre 2 | 12 | 78 |
| Ordre 3 | 45 | 125 |
| Ordre 4 | 58 | 82 |
| Total | 116 | 310 |

On vérifie que les formules (5) et (6) précédentes donnent le nombre de phytomères simulés par âge physiologique dans la structure affichée en figure 4.7 à l'âge 25 CD.

Il est donc possible de dénombrer les phytomères produits par des plantes computationnelles simples à l'aide de formules mathématiques dépendant de l'âge de la structure et des paramètres de l'automate botanique. Les modèles choisis, Corner, Leeuwenberg, Attims, sont proches de plantes réelles comme le papayer, le manioc ou l'eucalyptus. Les formules mathématiques établies précédemment sont utiles pour certifier et mettre au point les programmes informatiques de simulation du développement des plantes, ou bien pour calculer directement la moyenne (et la variance) de la production du nombre de phytomères sans passer par de coûteuses simulations en temps de calcul.

On peut aussi mesurer l'influence des différents paramètres de l'automate botanique sur la production en phytomères de la structure topologique à un âge donné. Mais la méthode trouve ses limites rapidement, au-delà de ces cas de modèles architecturaux simples, notamment dans le cas des arbres avec des unités de croissance. Il n'est plus possible de calculer la production par des formules mathématiques explicites. Il faut alors recourir à une autre méthode basée sur des algorithmes de récurrence dépendants de l'âge chronologique que l'on appelle « opérateurs de développement ».

## ⏩ Modèles d'arbres aléatoires complexes, calculables par opérateurs de développement

Dans le cas des arbres à croissance rythmique qui produisent des unités de croissance (UC), on cherche la formulation d'un algorithme qui calcule la production de phytomères par récurrence.

### Opérateurs de développement pour les arbres simples avec des UC préformées

Dans le cas des arbres avec des unités de croissance préformées, on prend un pas de temps annuel. Le temps d'expansion de l'unité de croissance (UC) préformée est négligeable vis à vis du temps de son fonctionnement (une année). On peut considérer que l'expansion des phytomères préformés est simultanée. On fait aussi l'hypothèse, dans un premier temps, qu'il n'y a pas de mortalité et de transition d'âges physiologiques pour les méristèmes. Les types d'axes sont donc homogènes avec un développement indéfini.

Dans ces conditions, on cherche à dénombrer les phytomères produits annuellement en se basant sur des opérateurs matriciels qui fonctionnent par récurrence. On fixe le nombre d'âges physiologiques à la valeur $mx\varphi$. On prend, à titre d'exemple, la valeur $mx\varphi = 3$. L'âge de l'arbre est de $t$ années. La production de phytomères selon l'âge physiologique peut être synthétisée par des matrices carrées $[S]_t$, de dimension ($mx\varphi$ x $mx\varphi$) pour chaque année. Les coefficients de ces matrices sont notés $s_{i,j}$ et désignent le nombre de phytomères d'âge physiologique $j$ sur une structure d'âge physiologique $i$. On a $s_{i,j} = 0$ si $j < i$ puisqu'une structure d'âge physiologique donné ne peut porter que des phytomères d'âge physiologique plus élevé.

La figure 4.8 propose un exemple d'automate botanique pour fixer les idées. L'arbre représenté à l'âge 5 est associé à la matrice $[S]_5$ :

$$[S]_5 = \begin{bmatrix} s_{1,1} & s_{1,2} & s_{1,3} \\ 0 & s_{2,2} & s_{2,3} \\ 0 & 0 & s_{3,3} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 15 & 20 & 30 \\ 0 & 10 & 10 \\ 0 & 0 & 5 \end{bmatrix}$$

À 5 ans, la structure principale d'âge physiologique 1 a produit :
- 15 phytomères d'âge physiologique 1 (la tige) ;
- 20 phytomères d'âge physiologique 2 (les rameaux longs) ;
- 30 phytomères d'âge physiologique 3 (les rameaux courts).

À 5 ans, la structure secondaire d'âge physiologique 2 a produit :
- 10 phytomères d'âge physiologique 2 (le rameau long) ;
- 10 phytomères d'âge physiologique 3 (les rameaux courts).

À 5 ans, la structure secondaire d'âge physiologique 3 produit :
- 5 phytomères d'âge physiologique 3 (les rameaux courts).

Notons que les UC de la structure principale à 5 ans portent des structures secondaires et tertiaires respectivement d'âge physiologique 1 et 2 et âgées chronologiquement de 1 à 4 ans. La plus grande structure secondaire âgée de 4 ans porte des structures tertiaires âgées de 1 à 3 ans.

Une même production peut être acquise par différentes structures topologiques correspondant à autant d'automates botaniques respectifs (figure 4.8).

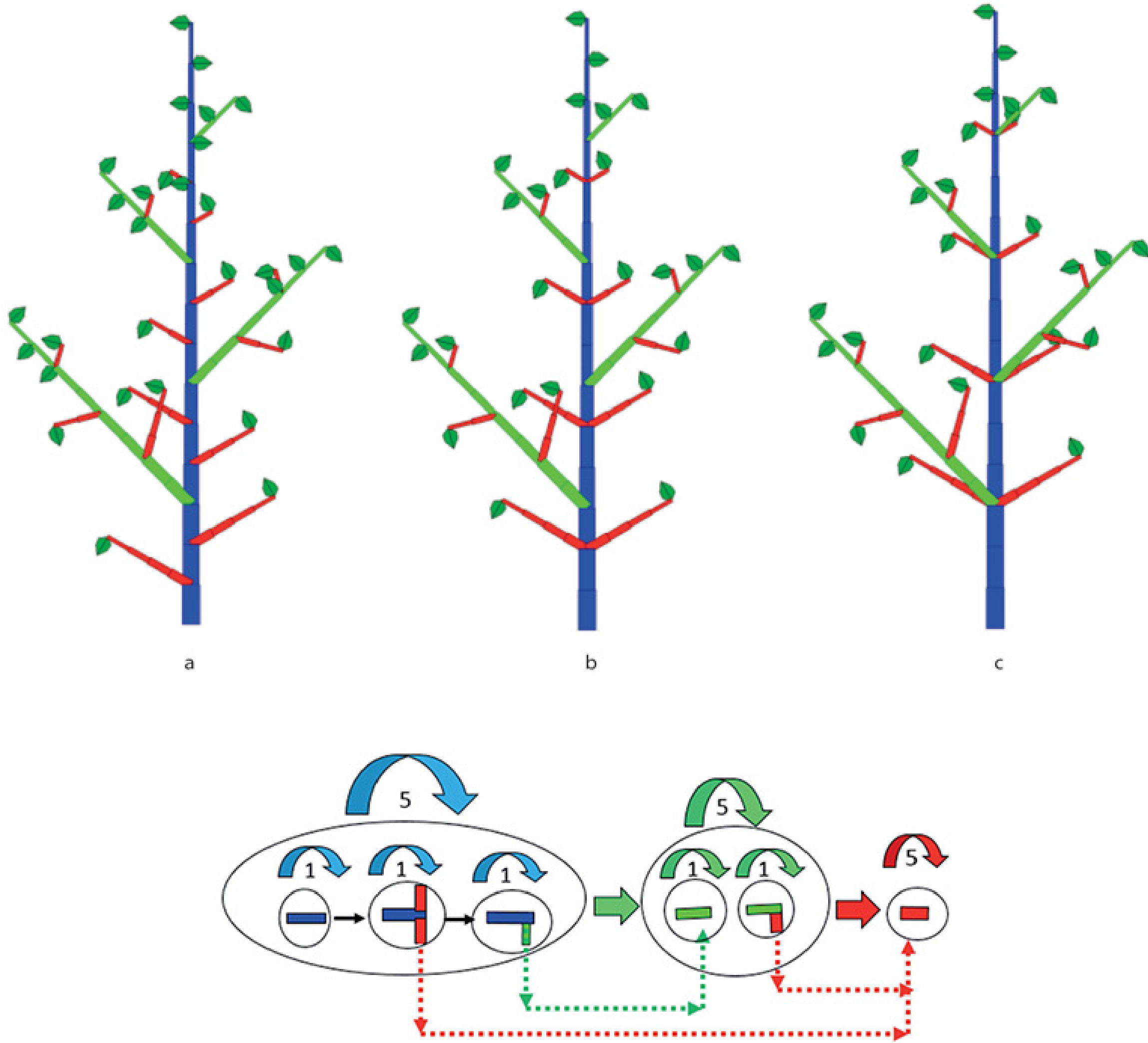



**Figure 4.8.** Trois exemples d'arbres complexes **a**, **b**, et **c**, ayant des structures topologiques différentes, qui produisent le même nombre de phytomères et sont dénombrés par le même opérateur de développement.

L'automate botanique qui fabrique la plante (b) montre les répétitions des micro-états et des macro-états et les lois de transitions en âge physiologique. À ce stade, la plante n'a pas encore atteint un nombre de cycle suffisant (15 pour l'âge physiologique 1, 10 pour l'âge physiologique 2, 5 pour l'âge physiologique 3) pour que les méristèmes apicaux subissent des transitions.

## Opérateurs du développement : cas des UC préformées

L'automate botanique est défini par des paramètres qui entrent en jeu dans les opérateurs de développement associés.

Un premier opérateur, la matrice [$U$], contient le nombre de phytomères d'une UC produite par les méristèmes selon les âges physiologiques. La variable $u_\varphi$ est le nombre total de phytomères de l'UC, produits chaque année par un méristème d'âge physiologique $\varphi$.

$$[U] = \begin{bmatrix} u_1 & 0 & 0 \\ 0 & u_2 & 0 \\ 0 & 0 & u_3 \end{bmatrix}$$

Un deuxième opérateur, la matrice [*M*], contient le potentiel de ramification de l'UC pour les différents types d'axes qu'elle porte sans tenir compte de leurs positions :

$$[M] = \begin{bmatrix} 1 & m_{1,2} & m_{1,3} \\ 0 & 1 & m_{2,3} \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

La variable $m_{i,j}$ donne le nombre de rameaux axillaires d'âge physiologique *j* portés par une UC d'âge physiologique *i* (figure 4.8).

On pose pour la première année : $[S]_1=[U]$. On établit la relation suivante, qui calcule par récurrence à l'année *t*, la matrice $[S]_t$ en fonction de $[S]_{t-1}$ :

**Opérateur de développement de référence**

$[S]_t = [U] + [M] \cdot [S]_{t-1}$ (7)

Cet algorithme du développement, permet de calculer rapidement de proche en proche la production annuelle en phytomères des structures en développement.

À l'âge 5, par exemple, il peut se développer récursivement :

$[S]_5 = [U] + [M] \cdot [U] + [M]^2 \cdot [U] + [M]^3 \cdot [U] + [M]^4 \cdot [U]$

On voit apparaître les puissances de la matrice du potentiel de ramification [*M*]. Cette expression peut encore se factoriser :

$[S]_5 = [U] + [M] \cdot ([U] + [M] \cdot ([U] + [M] \cdot ([U] + [M] \cdot [S]_1)))$ (8)

La formule (8) est une généralisation de la factorisation en sous structure telle qu'elle est décrite dans la figure 4.5 sur le cas simple de l'arbre binaire à l'âge 5. Elle s'écrit facilement pour une année quelconque *t*.

Exemple : les paramètres de l'automate botanique qui produisent la figure 4.8 fournissent les opérateurs suivants :

$$[U] = \begin{bmatrix} 3 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

$$[M] = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 2 \\ 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

En appliquant la formule (7) de l'année 1 à 5, on trouve :

$$[S]_1 = \begin{bmatrix} 3 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}, [S]_2 = \begin{bmatrix} 6 & 2 & 2 \\ 0 & 4 & 1 \\ 0 & 0 & 2 \end{bmatrix}, [S]_3 = \begin{bmatrix} 9 & 6 & 7 \\ 0 & 6 & 3 \\ 0 & 0 & 3 \end{bmatrix}, [S]_4 = \begin{bmatrix} 12 & 12 & 16 \\ 0 & 8 & 6 \\ 0 & 0 & 4 \end{bmatrix}.$$

Et enfin, à l'année 5 choisie, on retrouve la production dénombrée précédemment :

$$[S]_5 = \begin{bmatrix} 15 & 20 & 30 \\ 0 & 10 & 10 \\ 0 & 0 & 5 \end{bmatrix}$$

L'opérateur (7) est très rapide et permet de dénombrer des structures complexes âgées, issues de l'automate de développement de GreenLab. L'opérateur n'est donc pas lié à une seule structure topologique. Un même opérateur peut être commun à des automates botaniques différents qui produisent le même nombre de phytomères. Ce qui compte ici, c'est le potentiel de ramification des UC et non l'emplacement des axes sur l'UC. Ceci permet d'obtenir des automates simplifiés qui gardent la même capacité de production.

## Extension au cas stochastique

L'opérateur de développement (7) tel qu'il a été défini permet également de prendre en compte le cas où le fonctionnement des méristèmes est aléatoire. Dans le modèle GreenLab pour les arbres, le premier phytomère d'une UC existe toujours et les autres se forment avec la probabilité *b*. Les ramifications apparaissent par ailleurs avec une probabilité *a*. Les opérateurs [*U*] et [*M*] deviennent, en calculant les espérances mathématiques d'existence des phytomères à des emplacements donnés :

$$[U] = \begin{bmatrix} 1+(u_1-1)\cdot b & 0 & 0 \\ 0 & 1+(u_2-1)\cdot b & 0 \\ 0 & 0 & 1+(u_3-1)\cdot b \end{bmatrix}$$

et

$$[M] = \begin{bmatrix} 1 & a\cdot b\cdot m_{1,2} & a\cdot b\cdot m_{1,3} \\ 0 & 1 & a\cdot b\cdot m_{2,3} \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

Dans la matrice [*M*], il faut multiplier le nombre potentiel de ramification par ($a \cdot b$). Le terme *b* provient du fait que la ramification ne peut apparaître que si le phytomère qui la porte existe.

Dans l'exemple suivant, on définit les valeurs numériques de l'automate.

Le nombre potentiel de phytomères pour les $u_1$, $u_2$, $u_3$ vaut respectivement 5, 4, 3.

Le nombre de ramifications potentielles portées par les UC d'âge physiologique 1 est respectivement 1 et 2 pour les axes de type 2 et 3. Le nombre de ramifications potentielles portées par les UC d'âge physiologique 2 est 2 pour les axes de type 3.

Les paramètres de Bernoulli et du taux de ramification sont : $b$ = 0,8 ; $a$ = 0,8.

Les opérateurs de développement [*U*] et [*M*] s'écrivent :

$u_1$ = 1 + 4 × 0,8 ; $u_2$ = 1 + 3 × 0,8 ; $u_3$ = 1 + 2 × 0,8

$m_{11}$ = 1,0 ; $m_{12}$ = 1 × 0,8 × 0,8 ; $m_{13}$ = 2 × 0,8 × 0,8

$m_{22}$ = 1,0 ; $m_{23}$ = 2× 0,8 × 0,8 ; $m_{33}$ = 1

Les matrices *U* et *M* prennent alors les valeurs numériques suivantes :

$$[U] = \begin{bmatrix} 4{,}2 & 0 & 0 \\ 0 & 3{,}4 & 0 \\ 0 & 0 & 2{,}6 \end{bmatrix}$$

et

$$[M] = \begin{bmatrix} 1 & 0{,}64 & 1{,}28 \\ 0 & 1 & 1{,}28 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

**Tableau 4.3.** Comparaison entre les nombres de phytomères moyens simulés et calculés.

| | **Âge 5 ans - Nombre moyen de phytomères des structures simulées** | **Âge 5 ans - Espérance en phytomères de la production théorique (nombre de phytomères)** |
|---|---|---|
| $\varphi 1$ | 21,6 | 21 |
| $\varphi 2$ | 21,3 | 21,7 |
| $\varphi 3$ | 56,3 | 54,5 |

Dans l'exemple suivant, on simule 20 structures aléatoires et on calcule la moyenne de la production à l'âge 5 ans en utilisant l'opérateur (7). Trois simulations aléatoires parmi les 20 sont affichées (figure 4.9). Le nombre de phytomères moyens simulés et calculés sont bien comparables (tableau 4.3).φ

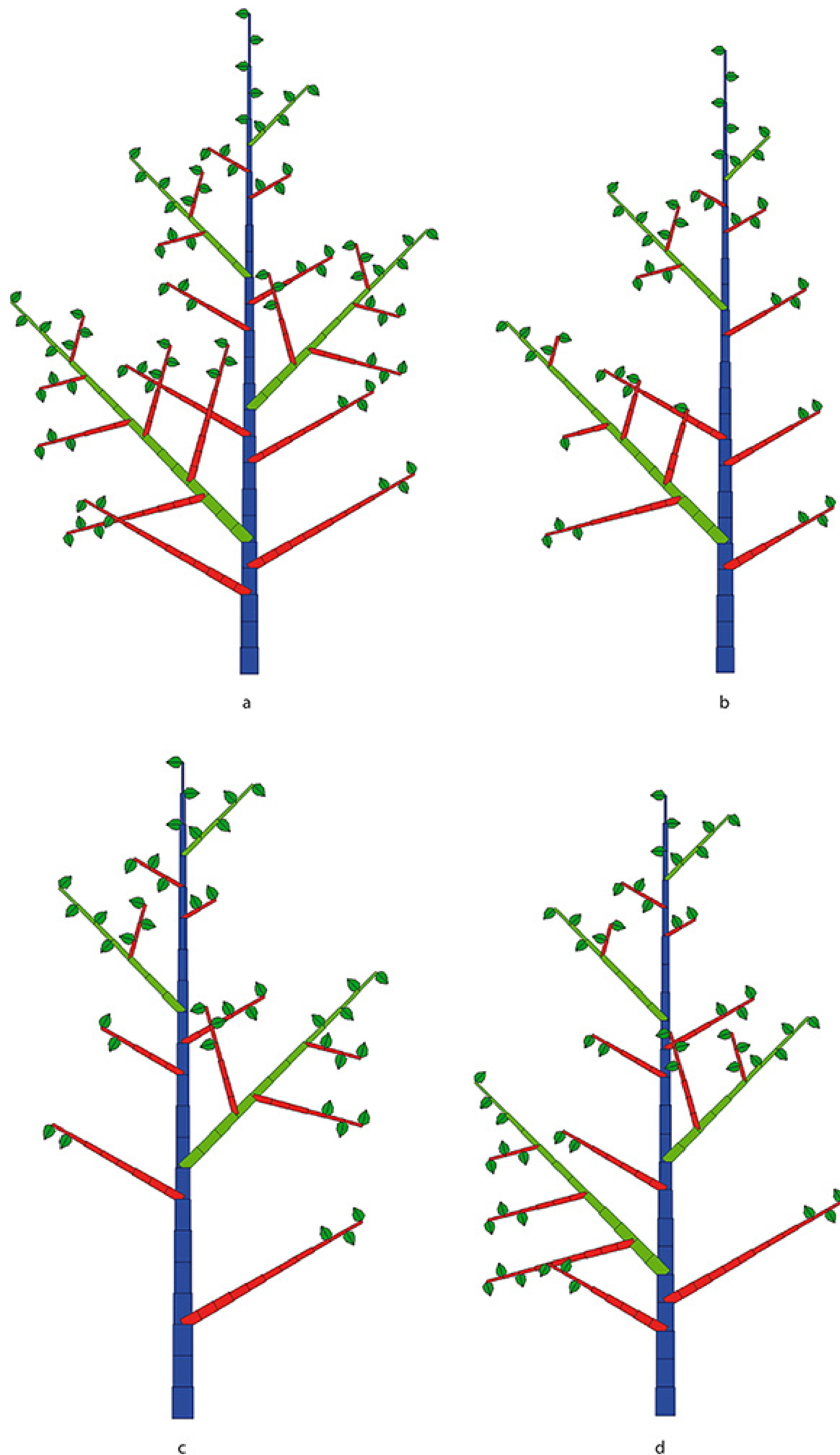



**Figure 4.9.** Structure potentielle **(a)** et trois simulations aléatoires **(b, c, d)** d'une structure à 3 âges physiologiques dont l'espérance de la production en phytomères est calculable par un algorithme récursif qui utilise les opérateurs de développement [*U*] et [*M*].

La production de phytomères pour $t$ = 5 et pour les 3 âges physiologiques vaut théoriquement [21, 21,7, 54,5]. Une moyenne de 20 simulations donne : [21,6, 21,3, 56,3].

Note : si on calcule la production de phytomères en additionnant les probabilités contenues dans la structure potentielle, on retrouve les mêmes résultats qu'en utilisant l'algorithme. Mais le procédé se révèle trop coûteux pour une structure très volumineuse, comme on l'a dit plus haut. L'opérateur de développement avec un pas de temps annuel a de nombreux avantages. Il permet de calculer la production de grandes structures complexes sur des pas de temps annuels pour de longues durées de développement. La dimension des matrices reste réduite car on ne trouve guère d'arbres ayant plus de six âges physiologiques identifiables.

## Opérateurs de développement pour les arbres complexes avec des UC préformées et des transitions

Cette méthode qui utilise la factorisation des sous-structures pour calculer l'organogénèse a été publiée par (Yan *et al.*, 2003) et par (Kang *et al.*, 2004).

On considère maintenant que les axes peuvent avoir une croissance finie et que les méristèmes ont des transitions d'âges physiologiques. On se place toujours dans le cas de la production annuelle avec des UC préformées (dont les phytomères sont considérés comme produits simultanément). Le nombre d'âges physiologiques est $mx\varphi$. L'âge chronologique de la structure est $t$ années.

À l'âge physiologique $\varphi$, on désigne par $N^{\varphi}$ le nombre maximum d'UC avant l'arrêt du développement de l'axe. Lorsque la durée de vie de l'axe depuis son initiation ou depuis sa transition précédente dépasse la valeur $N^{\varphi}$, le méristème peut, soit avorter, soit subir une transition d'âge physiologique.

### Notion d'axe de développement

Les portions d'axes qui restent dans le même âge physiologique sont engendrées par des « axes de développement ». Un axe végétatif dont le méristème apical a subi plusieurs transitions est donc le résultat d'une succession d'axes de développement. En partant de la graine jusqu'à la transition ultime, on reconstitue avec le développement l'axe de référence (chapitre 1 et 3).

Dans l'exemple suivant, on pose que l'âge physiologique maximum est noté $mx\varphi = 4$.

L'opérateur $[U]$ contient le nombre de phytomères par type d'UC sur l'axe de développement.

$$[U] = \begin{bmatrix} u_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & u_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & u_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & u_4 \end{bmatrix}$$

On pose $[U\varphi] = [0\ 0\ u_\varphi\ 0]$.

L'opérateur $[M]$ contient le potentiel de ramification des UC en types d'axes par âge physiologique :

$$[M] = \begin{bmatrix} 0 & m_{12} & m_{13} & m_{14} \\ 0 & 0 & m_{23} & m_{24} \\ 0 & 0 & 0 & m_{34} \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

La diagonale est formée de 0 car il n'y a pas de réitérations.

L'opérateur [$N$] contient le nombre d'UC par axe de développement avant transition pour tous les âges physiologiques : [$N$] = [$N_1$ $N_2$… $N_{mx\varphi}$].

La matrice ligne $\left[S_t^{\varphi}\right] = \left[0 \ldots \quad s_{\varphi,\varphi} \quad s_{\varphi,\varphi+1} \ldots \quad s_{\varphi,mx\varphi}\right]_t$ contient, à l'âge $t$, les nombres de phytomères de type d'âges physiologiques $x$ ($\varphi$ <= $x$ <= $mx\varphi$).

La matrice carrée $[\Sigma]_t$, à l'âge $t$, est une matrice qui rassemble toutes les matrices lignes des sous-structures $\left[S_t^{\varphi}\right]$.

$$[\Sigma]_t = \begin{bmatrix} \left[S_t^1\right] \\ \left[S_t^2\right] \\ \left[S_t^3\right] \\ \left[S_t^4\right] \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} S_{11} & S_{12} & S_{13} & S_{14} \\ 0 & S_{22} & S_{23} & S_{24} \\ 0 & 0 & S_{33} & S_{34} \\ 0 & 0 & 0 & S_{44} \end{bmatrix}_t$$

Pour chaque âge $t$, il existe une matrice $[\Sigma]_t$ qui décrit la production en phytomères de ces sous-structures.

### Production des structures d'âge physiologique *mxφ*

On part de l'âge physiologique maximum $mx\varphi$ et on construit tous les axes de développement de l'âge chronologique 1 à $t$ (exprimé en année). On bâtit ainsi une collection de structures ultimes $\left[S_i^{mx\varphi}\right]$ pour tous les âges chronologiques $1 \leq i \leq t$. Ces structures ne peuvent pas faire des branches, car elles sont à leur âge physiologique maximum $mx\varphi$ et on exclut la réitération pour l'instant.

On distingue deux cas selon la valeur de $t$ par rapport à $N_{mx\varphi}$, c'est-à-dire selon une structure en croissance ou une structure achevée.

Si $t \leq N_{mx\varphi}$, on a :

$$\left[S_t^{mx\varphi}\right] = \left[0 \quad \cdots \quad 0 \quad \cdots \quad S_{mx\varphi,mx\varphi}\right]_t = t \cdot \left[U_{mx\varphi}\right] = \left[0 \quad \cdots \quad 0 \quad \cdots \quad t \cdot u_{mx\varphi}\right]$$

Si $t > N_{mx\varphi}$, on a :

$$\left[S_t^{mx\varphi}\right] = N_{mx\varphi} \cdot \left[U_{mx\varphi}\right] = \left[0 \quad 0 \quad \ldots N_{mx\varphi} \cdot u_{mx\varphi}\right]$$

### Production des structures d'âge physiologique *mxφ* – 1

Les UC d'âge physiologique ($mx\varphi$ – 1) peuvent porter des axes d'âge physiologique $mx\varphi$. Le nombre de phytomères de l'axe de la structure qui peuvent porter une ramification est désigné par ($S_{mx\varphi\text{-}1, mx\varphi}$). Ces phytomères ont un potentiel de ramification désigné par $m_{mx\varphi\text{-}1,\, mx\varphi}$. L'axe porteur de cette structure contient $t$ UC de $u_{mx\varphi\text{-}1}$ phytomères.

On a, par définition :

$$\left[U_{mx\varphi-1}\right] = \left[0 \quad \cdots \quad u_{mx\varphi-1} \quad 0\right]$$

$$\left[S_t^{mx\varphi-1}\right] = \left[0 \quad \cdots \quad s_{mx\varphi-1,mx\varphi-1} \quad s_{mx\varphi-1,mx\varphi}\right]_t$$

L'axe de développement d'âge physiologique ($mx\varphi$ – 1) et d'âge chronologique $i$ est constitué de $i$ unités de croissance, elles-mêmes constituées de $u_{mx\varphi\text{-}1}$ phytomères qui portent (($u_{mx\varphi\text{-}1}$) · ($m_{mx\varphi\text{-}1,mx\varphi}$)) structures d'âge physiologique $mx\varphi$, dont l'âge chronologique varie de 0 au

sommet à $t - 1$ à la base de l'axe porteur. Notons ici encore que l'on n'est pas tenu de définir la position des structures axillaires dans l'UC. C'est le potentiel de ramification de l'UC qui compte.

En faisant varier $i$ de 1 à $t$, on construit la collection complète des structures $\left[S_i^{mx\varphi-1}\right]$pour tous les âges chronologiques.

Pour $t \leq N_{mx\varphi\text{-}1}$, on peut donc écrire :

$$\left[S_t^{mx\varphi-1}\right] = t.\left[u_{mx\varphi-1}\right] + m_{mx\varphi-1,mx\varphi}\left(\sum_{i=1}^{t-1}\left[S_i^{mx\varphi}\right]\right)$$

Si $t > N_{mx\varphi-1}$, le méristème subit une transition d'âge physiologique et l'axe de développement porte, en prolongement, une structure d'un âge physiologique supérieur d'une unité car on se place dans le cas des structures continues (chapitre 3).

$$\left[S_t^{mx\varphi-1}\right] = N_{mx\varphi-1}\cdot\left[u_{mx\varphi-1}\right] + m_{mx\varphi-1,mx\varphi}\cdot\left(\sum_{i=t-N_{mx\varphi-1}}^{t-1}\left[S_i^{mx\varphi}\right]\right) + \left[S_{t-N_{mx\varphi-1}}^{mx\varphi}\right]$$

Une nouvelle collection de structures est créée. Elle servira à construire les sous-structures d'âges physiologiques inférieurs en les concaténant à leurs axes de développement.

## Production des structures d'âge physiologique $\varphi$

On suppose que toute la collection de structures d'âges physiologiques supérieurs à $\varphi$ est déjà constituée, pour tous les âges chronologiques. Les matrices associées s'écrivent comme précédemment :

$$[U_\varepsilon] = \begin{bmatrix} 0 & \cdots & u_\varphi \ldots & 0 \end{bmatrix}$$

$$\left[S_t^\varphi\right] = \begin{bmatrix} 0 & \cdots & s_{\varphi,\varphi} \ldots . s_{\varphi,\varphi+1} \ \ldots . & s_{\varphi,mx\varphi} \end{bmatrix}_t$$

Le potentiel de multiplication des UC dépend des variables $m_{\varphi,j}$ qui désignent le nombre de structures d'âge physiologique $j$ ($\varphi < j \leq mx\varphi$) portées par l'UC d'âge physiologique $\varphi$ (la position dans l'UC n'a pas d'importance). La formule de développement s'écrit comme un algorithme récursif de développement :

$$\left[S_t^\varphi\right] = t\cdot\left[U_\varphi\right] + \sum_{i=1}^{t-1}\sum_{j=\varphi+1}^{mx\varphi}\left(m_{\varphi,j}\cdot\left[S_i^j\right]\right) \text{ avec } (t \leq N_\varphi) \text{ (9a)}$$

$$\left[S_t^\varphi\right] = N_\varphi\cdot\left[U_\varphi\right] + \sum_{i=t-N_\varphi}^{t-1}\sum_{j=\varphi+1}^{mx\varphi}\left(m_{\varphi,j}\cdot\left[S_i^j\right]\right) + \left[S_{t-N\varphi}^{\varphi+1}\right] \text{ avec } (t > N_\varphi) \text{ (9b)}$$

On suppose ici que la structure terminale après transition est d'âge physiologique $\varphi + 1$ pour construire une structure continue. Ceci est facultatif. On peut avoir une transition différente du moment que l'âge physiologique $\varphi$ de la structure terminale est compris entre $\varphi + 1$ et $mx\varphi$. On peut aussi avoir un avortement : la structure terminale est alors vide.

En descendant jusqu'à $\varphi = 1$ on a finalement la production en phytomères de la structure principale.

L'algorithme présenté ci-dessus assemble donc les axes de développement avec leurs structures axillaires plus âgées physiologiquement pour donner les nouvelles structures. Les relations 9(a) et 9(b) construisent récursivement des collections de structures pour tous les âges chronologiques et physiologiques en partant des plus âgées ($\varphi = mx\varphi$) jusqu'à la structure principale ($\varphi = 1$). La figure 1.6 du chapitre 1 illustre le fonctionnement de l'algorithme.

La matrice $[\Sigma]t$ contient finalement la production de toutes les structures à l'âge chronologique $t$ pour tous les âges physiologiques.

### Application

On définit un automate botanique avec les opérateurs suivants :

[*N*] = [4 3 2 1] est le nombre d'UC des axes d'âge physiologique $\varphi$, avant transition

$$[U] = \begin{bmatrix} 5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{bmatrix}$$ nombre de phytomères par UC.

$$[M] = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$ matrice donnant le nombre de type d'axe ramifié par UC.

L'opérateur [*N*] donne les transitions en âge physiologique et la durée de développement des axes. Ainsi la tige principale qui est initialisée à l'âge physiologique 1, arrête son développement au bout de 10 années (4 + 3 + 2 + 1), après 3 transitions. L'âge physiologique 4 ne se développe que sur une année et meurt. L'opérateur [*U*] donne le nombre de phytomères par UC d'âge physiologique $\varphi$. De plus, dans cet exemple, lors des transitions sur les axes, l'âge physiologique des méristèmes s'accroît d'une unité (cas de structures continues). L'opérateur [*M*] donne le nombre de ramifications par type d'UC et par type d'axe. Aux âges chronologiques 4 et 10, l'algorithme calcule la production suivante :

$$[\Sigma]_4 = \begin{bmatrix} 20 & 24 & 27 & 22 \\ 0 & 12 & 18 & 14 \\ 0 & 0 & 6 & 6 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{bmatrix}_4$$

$$[\Sigma]_{10} = \begin{bmatrix} 20 & 60 & 144 & 182 \\ 0 & 12 & 24 & 30 \\ 0 & 0 & 6 & 6 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{bmatrix}_{10}$$

Les trois opérateurs [*N*], [*U*], [*M*] sont suffisants pour calculer la production des nombres de phytomères par l'opérateur (7) mais différentes structures topologiques peuvent être dénombrées par les mêmes opérateurs produits par des automates botaniques différents, qui donnent cependant la même production d'organes.

Pour réaliser une structure particulière correspondant à cette production (figure 4.10), on doit détailler les réplications $mu_{ij}$ des phytomères $u_{ij}$ de l'opérateur [*U*] dans l'UC : ce qui est fait par le nouvel opérateur [*Mu*]

$$[Mu] = \begin{bmatrix} 0 & mu_{1,2} & mu_{1,3} & mu_{1,4} & mu_{1,5} \\ 0 & 0 & mu_{2,3} & mu_{2,4} & mu_{2,5} \\ 0 & 0 & 0 & mu_{3,4} & mu_{3,5} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & mu_{4,5} \end{bmatrix}$$

Dans l'exemple de la figure 4.10, cet opérateur est :

$$[Mu] = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 1 & 1 & 2 \\ 0 & 0 & 1 & 1 & 2 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 2 \end{bmatrix}$$

Ainsi, le nombre de phytomères de l'UC d'âge physiologique 1 dans l'opérateur [*U*], est $u_{1,1} = 5$. La ligne 1 de l'opérateur [*Mu*] associé donne le détail de cette production :

– $mu_{1,1} = 0$ (il n'y a pas de phytomères portant de réitération) ;
– $mu_{1,2} = 1$ (un phytomère peut porter une ramification d'âge physiologique 2) ;
– $mu_{1,3} = 1$ (un phytomère peut porter une ramification d'âge physiologique 3) ;
– $mu_{1,4} = 1$ (un phytomère peut porter une ramification d'âge physiologique 4) ;
– $mu_{1,5} = 2$ (deux phytomères peuvent porter une ramification d'âge physiologique 5).

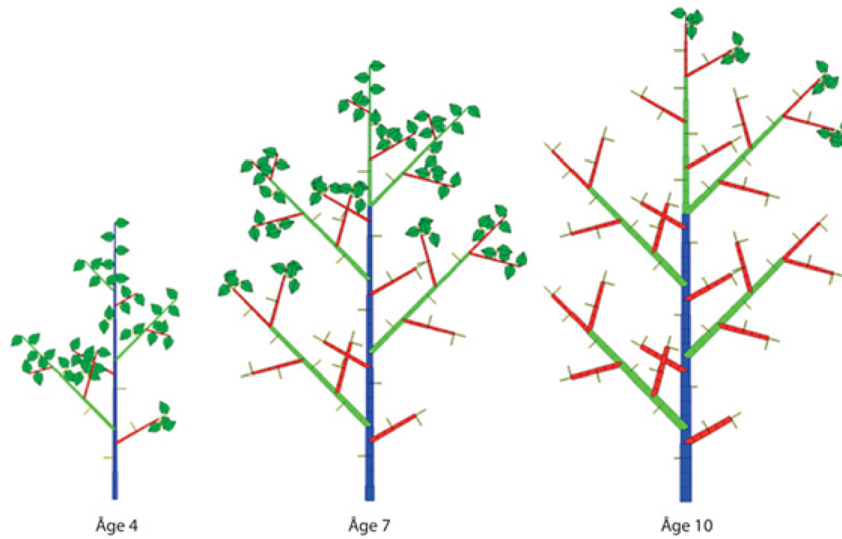



**Figure 4.10.** Exemple d'une structure complexe avec de l'acrotonie et des transitions d'âges physiologiques le long des axes, aux âges 4, 7 et 10.

La production des nombres de phytomères est calculée sur un pas de temps annuel directement par l'algorithme (3) basé sur les opérateurs de développement.

Ici, l'âge physiologique maximum autorisé est $mx\varphi = 4$. Par convention, ces phytomères sont créés, mais ne peuvent pas porter de ramification. On procède de même pour détailler les nombres de phytomères des UC d'âge physiologique supérieur à 1.

La figure 4.10 affiche la structure topologique simulée à partir des opérateurs de développement qui viennent d'être définis. À l'âge 4, les structures sont en croissance. À l'âge 10, la plante a exprimé tout son potentiel de développement et ne peut plus produire de nouveaux phytomères.

## Extension au cas stochastique

L'aspect stochastique a été publié Kang *et al*. (2008). Comme pour le cas précédent, posons *b* la probabilité qui contrôle le processus de Bernoulli et *a* la probabilité qui contrôle le taux de ramification. On définit les mêmes opérateurs pour le cas stochastique comme suit :

$$[N] = [\, N_1 \quad N_2 \quad N_3 \quad N_4 \,]$$

$$[U] = \begin{bmatrix} 1+(u_1-1)\cdot b & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1+(u_2-1)\cdot b & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1+(u_3-1)\cdot b & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1+(u_4-1)\cdot b \end{bmatrix}$$

$$[M] = a \cdot b \;\cdot \begin{bmatrix} 0 & m_{12} & m_{13} & m_{14} \\ 0 & 0 & m_{23} & m_{24} \\ 0 & 0 & 0 & m_{34} \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

L'algorithme fournit alors l'espérance mathématique du nombre moyen de phytomères produits par les structures stochastiques simulées.

L'algorithme de factorisation permet de dénombrer, de manière efficace, les constituants d'une structure topologique provenant d'un automate botanique double échelle, dans les cas déterministe ou stochastique. Cependant le pas de temps annuel adopté pour les UC préformées ne permet pas d'avoir accès au détail de la formation des UC au cours du développement. On ne peut donc pas afficher les résultats du développement intermédiaire, pas à pas, au sein d'une même année de ce qui se produit en néoformation. Cela limite le système aux arbres synchrones qui ne font que de la préformation (érable, marronnier, pin). À ce niveau, la factorisation des structures par l'algorithme reste très forte.

## Opérateurs de développement pour les arbres complexes avec des unités de croissance néoformées et des transitions

Dans le cas général des arbres, les pousses annuelles des axes ont un développement continu pendant la période favorable au fonctionnement, avec une préformation suivie d'une néoformation (merisier, chapitre 2). À la fin de celle-ci, le développement s'arrête jusqu'à la reprise de la pousse généralement au début de l'année suivante. Le calcul de l'arbre doit se fonder sur le nombre de cycles de développement et non plus sur l'âge en années, ce qui accroit évidemment le coût en calcul.

L'algorithme récursif doit être capable de gérer ce fonctionnement. Il doit être aussi tenir compte des pauses structurelles qui permettent de produire des ramifications retardées et synchronisées ou immédiates, de prendre en compte la mortalité ou les transitions en âges physiologiques des méristèmes, etc. Il faut s'appuyer sur les détails de l'axe de développement pour gérer le fonctionnement cycle par cycle des méristèmes. Les axes de développement et les matrices des sous-structures augmentent alors de dimensions à chaque accroissement de l'âge avec un cycle supplémentaire. Trois étapes sont nécessaires :

– la construction des unités de croissance ;
– la construction des axes de développement ;
– la construction des structures par assemblage des axes de développement et des structures axillaires.

### Modélisation des unités de croissance

Dans la suite, on se place dans le cas d'un âge physiologique limité par $mx\varphi = 4$.

La production des UC d'âge physiologique $\varphi$ dépend de quatre opérateurs.

L'opérateur $N$ qui donne les étapes de transitions en âge physiologique :

$$[N] = [\, N_1 \quad N_2 \quad N_3 \quad N_4 \,]$$

L'opérateur *U* qui contient le nombre de phytomères $U_\varphi$ produits par une UC d'âge physiologique $\varphi$ :

$$[U] = \begin{bmatrix} u_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & u_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & u_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & u_4 \end{bmatrix}$$

L'opérateur [*Mu*] qui contient les nombres de phytomères $mu_{\varphi x}$ qui portent une structure d'âge physiologique $x$ ($\varphi < x <= mx\varphi$) ; par exemple, le terme $mu_{23}$ désigne le nombre de phytomères dans une unité de croissance d'âge physiologique 2 qui porte des sous-structures d'âge physiologique 3 :

$$[Mu] = \begin{bmatrix} mu_{11} & mu_{12} & mu_{13} & mu_{14} \\ 0 & mu_{22} & mu_{23} & mu_{24} \\ 0 & 0 & mu_{33} & mu_{34} \\ 0 & 0 & 0 & mu_{44} \end{bmatrix}$$

L'ensemble des phytomères $mu_{\varphi x}$ d'une ligne permet de construire une UC :

$$U_\varphi = \sum\nolimits_{x=\varphi}^{mx\varphi} mu_{\varphi x}$$

Les types de phytomères peuvent être distribués selon des ordres quelconques. Pour simuler l'acrotonie, il faut commencer par les phytomères qui portent les structures d'âge physiologique le plus élevé, pour terminer par ceux qui portent la réitération de l'âge concerné.

Et enfin, l'opérateur *Ma :* le nombre de branches axillaires $ma_{\varphi x}$ portées par les phytomères de type $mu_{\varphi x}$ forment une matrice *Ma* :

$$[Ma] = \begin{bmatrix} ma_{11} & ma_{12} & ma_{13} & ma_{14} \\ 0 & ma_{22} & ma_{23} & ma_{24} \\ 0 & 0 & ma_{33} & ma_{34} \\ 0 & 0 & 0 & ma_{44} \end{bmatrix}$$

## Modélisation des axes de développement

Alors que les opérateurs [*U*], [*Mu*], [*Ma*] décrivant la production de l'unité de croissance sont suffisants pour calculer la production des phytomères des structures avec des UC préformées, si le pas de temps est annuel, il faut définir une classe intermédiaire d'opérateurs entre les structures et les unités de croissance, pour pouvoir suivre de façon continue le développement. Pour chaque âge physiologique, on peut définir un axe de développement qui décrit les successions de phytomères engendrés par le fonctionnement des méristèmes en alternance avec leurs pauses. Les arbres à croissance rythmique créent des axes de développement de nature périodique. La construction des axes de développement s'effectue en utilisant les opérateurs [*U*], [*Mu*], [*Ma*] pour reconstituer pas à pas la production des unités de croissance le long de l'axe c'est-à-dire les types de phytomères et les pauses qui s'enchainent.

### Initialisation des retards des axes de développement

Hormis celui du tronc, tous les axes de développement proviennent de méristèmes axillaires. Dans le cas des arbres synchrones, tous les méristèmes axillaires répartis le long de la nouvelle pousse

annuelle sont dormants. Ils entrent en activité simultanément au printemps suivant. Pour réaliser une telle synchronisation, il faut affecter à chaque méristème axillaire un nombre de pauses indexé sur son rang dans l'UC à partir de la base. Ces pauses sont structurelles. Si la pousse annuelle est formée de *NA* cycles, alors la dormance du méristème axillaire du premier phytomère de la pousse est de *NA* – 1 cycles, celle du suivant *NA* – 2, etc. Ce qui assure le synchronisme des pousses axillaires à la reprise de végétation.

### Attributs des axes de développement

Après avoir défini le nombre de pauses initiales, un méristème axillaire va produire des séries d'entités botaniques avec leurs attributs dont l'ensemble réplique l'axe de développement. Le nombre d'attributs dépend de la complexité du fonctionnement des méristèmes à gérer.

On représente l'axe de développement comme une matrice dont les colonnes correspondent aux cycles de développement, et les lignes aux attributs des phytomères générés par les successions d'UC pour chaque âge physiologique $\varphi$.

Un premier attribut $Ar(\varphi,i)$ concerne l'entité botanique sur l'axe de développement au cycle $i$ qui est un phytomère ou une pause. On se place soit dans le cas d'une simulation stochastique, soit dans le cas du calcul de l'axe potentiel. Dans le premier cas, la valeur 1 caractérise l'existence du phytomère. La valeur 0 correspond à une pause du méristème. Dans le deuxième cas, c'est la probabilité d'existence du phytomère qui définit l'attribut.

Un deuxième attribut $Ap(\varphi,i)$ concerne l'âge physiologique de la structure portée par l'entité botanique de l'âge chronologique $i$.

Un troisième attribut $Am(\varphi,i)$ concerne le nombre de bourgeons axillaires portés par l'entité botanique de l'âge chronologique $i$.

## Assemblage des structures secondaires le long de l'axe principal

L'axe principal d'une structure qui porte des ramifications est comme on l'a défini, la réplication de l'axe de développement.

L'axe de développement est donc une matrice *AD* de taille ($Nat \times n \times mx\varphi$), où *Nat* est le nombre d'attributs, $n$ l'âge en CD de la plante et $mx\varphi$ le nombre d'âges physiologiques. En se limitant aux trois attributs de base, on peut écrire pour l'âge physiologique $\varphi$ :

$$[AD(\varphi)] = \begin{bmatrix} [Ar(\varphi,1..n)] \\ [Ap(\varphi,1..n)] \\ [Am(\varphi,1..n)] \end{bmatrix}$$

matrice qui stocke les attributs de l'axe de développement d'âge physiologique $\varphi$.

L'axe de la structure principale assemble les structures axillaires en suivant les instructions de l'axe de développement selon leur nombre, leur âge physiologique et chronologique en partant de son premier phytomère jusqu'au phytomère terminal. Les formules de factorisation des structures 9a et 9b prennent la forme suivante à l'âge physiologique $\varphi$ et l'âge chronologique $t$ :

Avant transition en âge physiologique de l'axe principal de la structure :

$$\left[S_t^{\varphi}\right] = \sum_{i=1}^{t} Ar\left(\varphi,i\right) \cdot \left(1 + Am\left(\varphi,i\right) \cdot \left[S_{x(i)}^{Ap(\varphi,i)}\right]\right) \text{ avec } (t \leq N_{\varphi}) \quad (10a)$$

Après transition :

$$\left[S_t^{\varphi}\right] = \sum_{i=1}^{N_\varphi} Ar\left(\varphi, i\right) \cdot \left(1 + Am\left(\varphi, i\right) \cdot \left[S_{x(i)}^{Ap(\varphi,i)}\right]\right) + \left[S_{t-N_\varphi}^{\varphi+1}\right] \text{ avec } (t > N_\varphi) \quad (10b)$$

Au cycle *i* sur l'axe de développement d'âge physiologique *φ* :

- l'attribut *Ar*(*φ*,*i*) donne l'existence du phytomère (valeur 1ou 0) ;
- l'attribut *Am*(*φ*,*i*) donne le nombre de branches par phytomère ;
- l'attribut *Ap*(*φ*,*i*) donne l'âge physiologique de la structure portée ;
- l'attribut *x*(*i*), détaillé ci-dessous, donne l'âge chronologique de la structure portée.

Au moment de l'assemblage de la structure axillaire sur l'axe principal, deux opérations sont effectuées : le calcul du retard à la ramification (ce qui assure le synchronisme du fonctionnement des méristèmes en début d'année) et le calcul de l'âge chronologique de la structure portée. L'âge chronologique *x*(*i*) de la structure portée, dépend de sa position *i* comptée à partir de la base sur l'axe principal. À l'âge *t*, on aura, pour un développement continu, *x*(*i*) = *t* – *i*. Mais dans le cas d'un développement rythmique de période *NA* en CD, pour des arbres synchrones, on aura :

- *x*(*i*) = *t* – ( – *d*(*i*)) – *NA* où *d*(*i*) est le retard au développement de la structure lié à sa position dans l'UC ;
- avec *d*(*i*) = *mod*(*i*,*NA* + (1 – *sign*(*mod*(*i*,*NA*)))·*NA* ;
- où *mod* est la fonction modulo et *sign* une fonction qui renvoie 1 ou 0 selon que l'argument est positif ou nul.

L'unité de croissance terminale ne porte pas encore de ramifications. Les méristèmes axillaires sont dormants. L'année suivante, toutes les ramifications démarrent en même temps que le méristème principal lorsqu'il recommence à mettre en place une nouvelle UC.

L'algorithme procède selon une double boucle :

- en partant de l'âge physiologique le plus vieux (*mxφ*) pour descendre à l'âge physiologique 1 ;
- pour chaque âge physiologique, on construit la collection des structures axillaires pour tous les âges chronologiques de 1 à *t*.

L'axe de développement à l'âge physiologique *mxφ* donne une collection de structures non ramifiées pour tous les âges chronologiques de *1* à *t*.

Les structures d'âge physiologique *mxφ* – 1 peuvent alors être assemblées en collant sur l'axe principal d'âge physiologique *mxφ* – 1 les structures *mxφ* selon leur âge chronologique. L'algorithme s'arrête à l'âge physiologique *φ* = 1, qui est celui de la structure principale, lorsque toutes les structures ont été assemblées. Cet algorithme donne la production des phytomères par « cohorte », c'est-à-dire selon leurs dates de création et leurs types. Il reste très efficace, par rapport au comptage du nombre de phytomères par exploration de la structure topologique.

## Application

Un arbre synchrone simulé avec 3 âges physiologiques est représenté à 3 ans. Le nombre *NA* de cycles de développement par an vaut 5. Les opérateurs de l'arbre sont les suivants :

$$[U] = \begin{bmatrix} 3 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

$$[Mu] = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

$$[Ma] = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Ceux-ci permettent de construire par calcul l'axe de développement *AD* pour chaque âge physiologique et pour tous les attributs : existence du phytomère [*Ar*], âge physiologique de la structure portée [*Ap*], nombre de structures portées [*Am*] (figure 4.11).




**Figure 4.11.** Détail de l'assemblage des sous-structures avec les axes de développement pour 3 âges physiologiques en mode chronologique et topologique.

Celui-ci contient trois listes : la liste des pauses, la liste des catégories de phytomères selon les âges physiologiques des sous-structures portées, la liste du nombre de ramifications par type de phytomère. Le nombre de cycles de développement par année est 5 ce qui détermine le rythme et la durée des retards à la ramification selon la position des bourgeons, pour assurer le synchronisme. La plante est simulée à 3 ans avec *NA* = 5 CD.

## Détails des attributs des axes de développement

### Existence du phytomère le long de l'axe de développement : *Ar*(*φ*,*i*)

| **Âge chronologique en CD** | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Année 1** | | | | | **Année 2** | | | | | **Année 3** | | | | |
| *φ*1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| *φ*2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| *φ*3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

### Âge physiologique de la structure portée le long de l'axe de développement : *Ap*(*φ*,*i*)

| **Âge chronologique en CD** | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Année 1** | | | | | **Année 2** | | | | | **Année 3** | | | | |
| *φ*1 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 |
| *φ*2 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| *φ*3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

### Nombre de bourgeons le long de l'axe de développement : *Am*($\varphi$,*i*)

| **Âge chronologique en CD** | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Année 1** | | | | | **Année 2** | | | | | **Année 3** | | | | |
| $\varphi$1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 |
| $\varphi$2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| $\varphi$3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

En appliquant l'algorithme décrit par les formules (10a et 10b), on peut calculer de façon continue la production des types de phytomères des structures pour tous les âges chronologiques en CD et physiologiques. Le tableau 4.4 suivant donne la production aux âges intra annuels 11, 12 et 13 dans le cas de la figure 4.13.

**Tableau 4.4.** Nombre de phytomères produits dans la structure.

| **Âge chronologique** | **11** | **12** | **13** |
|---|---|---|---|
| Nbre de phytomères $\varphi$1 | 7 | 8 | 9 |
| Nbre de phytomères $\varphi$2 | 4 | 6 | 6 |
| Nbre de phytomères $\varphi$3 | 7 | 7 | 7 |

## Cas de la réitération

### Préliminaire

Rappelons que les réitérations désignent les réplications d'un axe porteur par un méristème axillaire (chapitres 1 et 3). Chaque unité de croissance d'âge physiologique $\varphi$ produit éventuellement des nombres de phytomères porteurs de réitérations notés $mu_{\varphi\varphi}$ en nombre $ma_{\varphi\varphi}$ par nœud. Ces réitérations sont nommées totales si elles concernent le tronc (l'âge physiologique $\varphi = 1$) ou partielles si elles concernent les branches ($\varphi > 1$). L'ensemble de la plante, structures et réitérations comprises s'appelle le « complexe réitéré ». Nous considérons deux cas : les réitérations de types monopodiales ou sympodiales.

Dans une réitération de type monopodiale, à la différence des branches, le méristème axillaire démarre dans le même état que le méristème principal dont il est une duplication, c'est-à-dire avec le même âge ontogénique. Cela implique que les réitérations auront leurs transitions synchronisées avec celles du tronc. Sur la structure $S_1$, un tronc dominant apparaît issu de son axe de développement dont chaque unité de croissance peut engendrer des réitérations. Il faut en pratique borner l'ordre de branchement des réitérations qui n'est limité que par le nombre de répétitions $N_1$ des unités de croissance de l'axe porteur, ce qui peut donner naissance à des complexes réitérés très volumineux. Les réitérations partielles monopodiales nécessitent une numérotation à trois indices. On note $Sr_t^{\varphi}$ le complexe réitéré de la structure $S_t^{\varphi}$ à l'âge $t$, et constitué d'un empilement de structures de même nature, mais dont les âges ontogéniques sont synchronisés. Celles-ci sont désignées par $S_{t,x}^{\varphi}$, où $x$ désigne l'âge ontogénique de la structure $S_t^{\varphi}$ au moment de leurs créations ($1 \leq x \leq t$). La production en phytomères du complexe réitéré est donc la somme de la production de la structure principale et de celle des structures partielles branchées dessus et qu'il s'agit de dénombrer. On a : $Sr_t^{\varphi} = S_t^{\varphi} + \Sigma S_t^{\varphi}$. Une même structure partielle peut se trouver à différents ordres de branchement, si le chemin en nombre d'unité de croissance qui mène de la base de la plante à celle-ci correspond au même âge ontogénique.

Dans la réitération de type sympodiale, le bourgeon axillaire parcourt à nouveau les séquences de l'âge chronologique à partir du début de l'axe de développement et non pas de la base de l'arbre. Il y a donc un rajeunissement du méristème nouvellement créé par rapport à celui du phytomère porteur. Il n'y a plus de tronc dominant.

## Calcul de la production de phytomères par des réitérations monopodiales dans le cas de la préformation

On reprend le cas simplifié des UC préformées chez les arbres synchrones. On suppose dans un premier temps que toutes les structures ont été reconstruites en fonction de leurs âges chronologique et physiologique selon la méthode récursive expliquée précédemment. Les structures $S_{t,x}^{\varphi}$ sont donc connues. D'autre part, il faut considérer deux cas, selon que l'on a une transition ou non vers un autre âge physiologique, c'est-à-dire selon que $t \leq N_\varphi$ ou $t > N_\varphi$ pour l'âge physiologique $\varphi$.

La structure ultime, correspondant au plus grand âge physiologique $mx\varphi$, est à traiter comme un cas particulier. Celle-ci, par convention, ne peut pas porter des ramifications plus âgées physiologiquement. En revanche, elle peut porter des réitérations partielles dont le nombre ne dépend que de la dimension de l'axe de développement et de l'ordre de réitération maximum autorisé à ce niveau.

On se place sur l'âge physiologique 1 qui désigne la plante entière. Le même raisonnement est valable sur tous les âges physiologiques.

### Cas d'un ordre de réitération illimitée

On définit la valeur $ma_{11}$, nombre de bourgeons axillaires de réitération par phytomère et sans limitation d'ordre de ramification. On calcule la production du complexe réitéré comme une somme des bifurcations de $S_t^{\varphi}$.

Deux cas particuliers sont à considérer :

$t < N_1$, on n'a pas encore atteint l'ordre maximum de ramification des réitérations :

$$Sr_t^1 = S_t^1 + ma_{11} \cdot \left(S_{t-1}^1 + (1+ma_{11}) \cdot S_{t-2}^1 + (1+ma_{11})^2 \cdot S_{t-3}^1 + ... + (1+ma_{11})^{t-2} \cdot S_1^1\right)$$

(11a)

$t \geq N_1$, l'ordre maximum de ramification des réitérations est atteint :

$$Sr_t^1 = S_t^1 + ma_{11} \cdot \left(S_{t-1}^1 + (1+ma_{11}) \cdot S_{t-2}^1 + (1+ma_{11})^2 \cdot S_{t-3}^1 + ... + (1+ma_{11})^{N_1-2} \cdot S_1^1\right)$$

(11b)

Ces calculs peuvent donner lieu à des structures gigantesques mais néanmoins parfaitement dénombrables rapidement.

### Cas particuliers

**Réitérations limitées à l'ordre de ramification 1**

La production devient : $Sr_t^1 = S_t^1 + ma_{11} \cdot \left(S_{t-1}^1 + S_{t-2}^1 + ... + S_1^1\right)$.

**Réitérations limitées à l'ordre de ramification *k***

$$Sr_t^1 = S_t^1 + C_0^0 \cdot ma_{11} \cdot S_{t-1}^1 + \left(C_1^0 \cdot ma_{11} + C_1^1 \cdot ma_{11}^2\right) \cdot S_{t-2}^1$$
$$+ \left(C_2^0 \cdot ma_{11} + C_2^1 \cdot ma_{11}^2 + C_2^2 \cdot ma_{11}^3\right) \cdot S_{t-3}^1 + ...$$
$$+ \left(C_{t-2}^0 \cdot ma_{11} + C_{t-2}^1 \cdot ma_{11}^2 + ... + C_{t-2}^k \cdot ma_{11}^k\right) \cdot S_1^1$$

Les formules sont valables pour tous les âges physiologiques.

### Application

On construit un arbre complexe qui possède quatre âges physiologiques (figure 4.12) avec des réitérations sur les deux premiers âges physiologiques et des unités de croissance portant différents types de phytomères répartis de manière acrotone. Les opérateurs du développement sont les suivants :

$N_p$ = [4 3 2 1] est l'opérateur qui donne le nombre maximum d'UC par axe

$R_p$ = [4 2 1 1] est l'opérateur qui donne le niveau maximal d'ordre de réitération autorisé par âge physiologique.

$U = \begin{bmatrix} 5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{bmatrix}$ est l'opérateur « nombre de phytomères » par unité de croissance.

$Mu = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 & 2 \\ 0 & 1 & 1 & 2 \\ 0 & 0 & 0 & 3 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{bmatrix}$ est l'opérateur « nombre de types de phytomères » par unité de croissance.

$Ma = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$ est l'opérateur « ramification par type de phytomères ».

Les formules (10a et 10b) et (11a et 11b) qui calculent les nombres de phytomères produits par la structure donnent, à l'âge 4, la production suivante en nombre de phytomères par âge physiologique : [75 68 48 78], ce que l'on peut vérifier sur la figure 4.12.

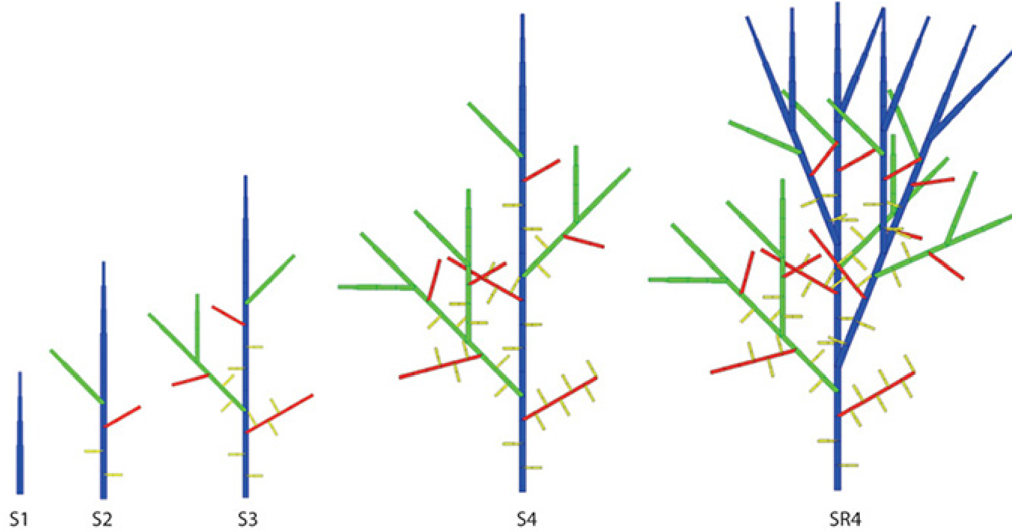



**Figure 4.12.** Comptage des phytomères dans les structures réitérées. Production des phytomères dans un complexe réitéré (*SR*4) monopodial à 4 ans.

La production en phytomères calculée est par âge physiologique [75 68 48 78]. Structures de bases non réitérées de la structure 1de l'âge 1 à 4 ans (*S*1, *S*2, *S*3, *S*4). Seules des structures *S*3 et les *S*4 arrivent en fin de développement.

En appliquant les algorithmes précédents, la production en phytomères de la structure 1 non réitérée de 1 à 4 ans vaut :

$S_1^1$ = [5 0 0 0] ;

$S_2^1$ = [10 4 3 4] ;

$S_3^1$ = [15 16 12 18] ;

$S_4^1$ = [20 44 30 52].

Or dans la structure réitérée, il y a : quatre structures$S_1^1$, deux structures $S_2^1$, une structure $S_3^1$ et une structure$S_4^1$.

Conformément à la formule 11a, le nombre de phytomères par âge physiologique est à 4 ans :

$$Sr_4^1 = S_4^1 + 1S_3^1 + 2S_2^1 + 4S_1^1$$

Ce qui donne numériquement

[75 68 48 78] = [20 44 30 52] + 1 × [15 16 12 18] + 2 × [10 4 3 4] + 4 × [5 0 0 0]

### Calcul de la production de phytomères par des réitérations sympodiales dans le cas de la préformation

La réitération se produit avec une réinitialisation de l'âge ontogénique à la fin de l'axe porteur une fois la structure $S_1$ achevée. Le nombre de structures croît exponentiellement avec l'empilement (figure 4.13). On obtient facilement :

$$Sr_1^t = S_1 + ma_{11} \cdot S_1 + ma_{11}^2 \cdot S_1 + ma_{11}^{t-1} \cdot S_1$$

$$S_r^t = \frac{ma_{11}^t - 1}{ma_{11} - 1} \cdot S_1$$

Sur la figure 4.13, on peut visualiser le développement dichotomique des réitérations sympodiales à l'âge chronologique de 3 ans et pour $ma_{11}$ = 2. La production en phytomères calculée est par âge physiologique : [35 63]. La structure de base S1 a pour nombre de phytomère : [5 9].

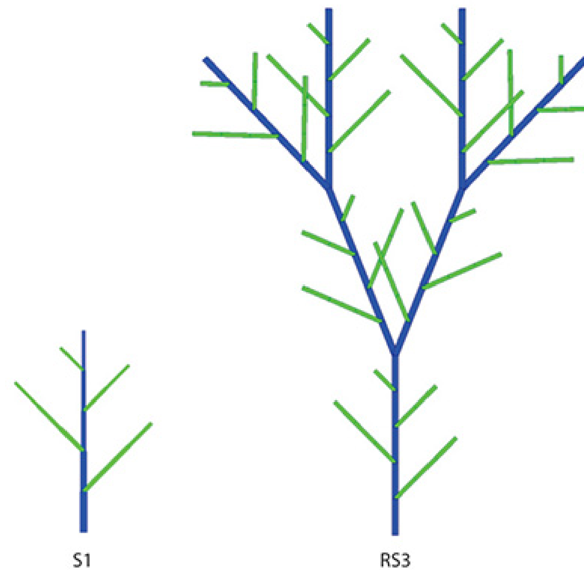



**Figure 4.13.** Structure S1 à un an et complexe réitéré RS3 sympodial à 3 ans.

La structure contient [35 63] phytomères, ce qui correspond à : $[35\ \ 63] = \frac{2^3-1}{2-1}[\ 5\ \ 9\ ]$.

### Calcul de la production de phytomères des réitérations dans le cas de la néoformation

Le pas de temps annuel n'est plus suffisant. Il faut rendre compte de la production d'organes cycle par cycle. La méthode précédente qui détaille les attributs des axes de développement dans le cas de la néoformation doit être implémentée au niveau de la réitération. Elle n'est pas détaillée ici.

## ⏩ Opérateurs du développement dans le cas stochastique complexe de l'automate à double échelle

On se trouve ici dans le cas général des plantes ligneuses et ramifiées dont les méristèmes ont un fonctionnement stochastique et les UC font de la néoformation. Des résultats relatifs à ce paragraphe sont publiés par De Reffye *et al*. (2012).

Le modèle GreenLab étant stochastique, le nombre de phytomères produits à un âge donné suit une distribution statistique. L'expression complète de la loi qui caractérise la distribution statistique des nombres de phytomères engendrée par l'automate botanique n'est pas une tâche facile. La formulation de cette loi n'est souvent pas nécessaire et seules la moyenne et la variance sont utiles, d'autant que les distributions sont en général assimilable à des lois normales. Moyennes et variances sont calculables directement à partir de l'automate stochastique sans passer par l'expression de la loi. Dans cet ouvrage, seul le calcul de la moyenne est présenté.

## Calcul de la production moyenne des nombres de phytomères par âge physiologique en absence de mortalité

Soit *b* la probabilité de fonctionnement des méristèmes (processus de Bernoulli) et *a* la probabilité de ramification. Les formules (10a et 10b) deviennent :

$$\left[S_t^{\varphi}\right] = \sum_{i=1}^{t} b \cdot Ar(\varphi, i) \cdot \left(1 + a \cdot Am(\varphi, i) \cdot S_{x(i)}^{Ap(\varphi,i)}\right) \text{ avec } (t \leq N_{\varphi}) \quad (12a)$$

$$\left[S_t^{\varphi}\right] = \sum_{i=1}^{N_{\varphi}} b \cdot Ar(\varphi, i) \cdot \left(1 + a \cdot Am(\varphi, i) \cdot S_{x(i)}^{Ap(\varphi,i)}\right) + \left[S_{t-N_{\varphi}}^{\varphi+1}\right] \text{ avec } (t > N_{\varphi}) \quad (12b)$$

L’existence de la structure terminale ne dépend pas ici du paramètre *b*, car elle est le résultat d’une transition et non d’une ramification.

Le cas où la ramification d’une réitération est également stochastique, c’est-à-dire dépend du paramètre *a*, se déduit des formules (11) :

$$\begin{aligned} Sr_t^1 = {} & S_t^1 + a \cdot C_0^0 \cdot ma_{11} \cdot S_{t-1}^1 + a^2 \cdot \left(C_1^0 \cdot ma_{11} + C_1^1 \cdot ma_{11}^2\right) \cdot S_{t-2}^1 \\ & + a^3 \cdot \left(C_2^0 \cdot ma_{11} + C_2^1 \cdot ma_{11}^2 + C_2^2 \cdot ma_{11}^3\right) \cdot S_{t-3}^1 + ... \\ & + a^{t-1} \cdot \left(C_{t-2}^0 \cdot ma_{11} + C_{t-2}^1 \cdot ma_{11}^2 + ... + C_{t-2}^k \cdot ma_{11}^k\right) \cdot S_1^1 \end{aligned} \quad (13)$$

Ces formules permettent de calculer directement le nombre moyen de phytomères produits par le fonctionnement de l’automate botanique. Elles seront aussi utilisées dans le calcul de la demande de la plante (chapitres 5 et 6).

## Calcul de la distribution du nombre de phytomères par âge physiologique en présence de mortalité

Le cas des structures stochastiques simples est traité précédemment dans ce chapitre.

On considère ici un arbre à développement rythmique qui produit des unités de croissance selon un automate double échelle. On s’intéresse d’abord à l’échelle supérieure, c’est-à-dire à la mise en place sur l’axe d’une nouvelle UC par le méristème apical. Le fonctionnement de celui-ci dépend de l’âge physiologique $\varphi$, et il y a $mx\varphi$ âges physiologiques.

À chaque période de végétation, un méristème émet une nouvelle UC avec une probabilité *b*, il survit avec une probabilité *c*. On s’intéresse ici au cas des arbres synchrones. Tous les méristèmes font une pousse annuelle s’ils sont vivants. On a donc $b = 1$. Le taux de ramification est *a*. On interdit pour simplifier la mortalité pendant le développement de l’UC. À cette échelle inférieure, il existe un processus de Bernoulli dont le paramètre est $b_u$, et qui produit en moyenne $m_u$ phytomères par UC. La figure 4.14 montre un exemple de structure potentielle stochastique.

On suppose tout d’abord que tous les phytomères des UC de l’axe de développement d’âge physiologique $\varphi$ portent un seul type de structure d’âge physiologique $\varphi + 1$. Ces structures contiennent des phytomères d’âges physiologiques compris entre $\varphi + 1$ et mx$\varphi$. Par ailleurs, on suppose encore que les moyennes des nombres de phytomères de la structure $S_t^{\varphi+1}$ sont connues, et par récursivité, on veut connaître le résultat de l’assemblage des structures $S_t^{\varphi+1}$ sur l’axe de développement d’âge physiologique $\varphi$ qui donne au final la structure $S_t^{\varphi}$, en termes de moyenne de phytomères produits. L’écriture qui concerne les structures simples, n’est plus adéquate. Il faut revenir aux structures matricielles en opérant par récursivité.

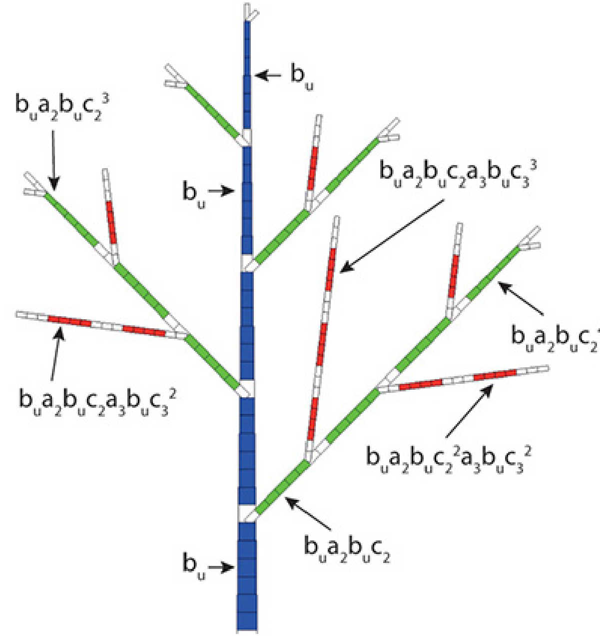



**Figure 4.14.** Probabilités d'existence des phytomères dans une structure potentielle synchrone.

La durée de la période annuelle de croissance vaut 7 CD pour tout l'arbre qui est représenté sur 5 années. L'âge de l'arbre est donc de 35 CD. La durée de développement des UC est de 6 CD pour l'âge physiologique 1 (bleu), 5 CD pour l'âge physiologique 2 (vert) et 4 CD pour l'âge physiologique 3. Les pauses structurelles en début d'axe ramifié et celles à la fin des périodes permettent la resynchronisation de tous les méristèmes en début de période de croissance. Ceux-ci ont une probabilité $b_u$ de créer un phytomère pendant leurs périodes d'activité (exception du premier phytomère d'une UC avec $b_u = 1$). Les axes d'âge phy. 2 et 3 ont une probabilité de ramifier respectivement $a_2$, $a_3$, et la viabilité des méristèmes au niveau UC dans ces axes est respectivement $c_2$, $c_3$. L'axe principal ne meurt pas ($c_1 = 1$ non noté sur la figure). On calcule facilement la probabilité d'existence d'un phytomère par propagation dans la structure à partir de la base, (elle est constante dans une UC). La somme des probabilités donne l'espérance du nombre de phytomères créés.

On suppose tout d'abord que tous les phytomères des UC de l'axe de développement d'âge physiologique $\varphi$ portent un seul type de structure d'âge physiologique $\varphi + 1$. Ces structures contiennent des phytomères d'âges physiologiques compris entre $\varphi + 1$ et $mx\varphi$. Par ailleurs, on suppose encore que les moyennes des nombres de phytomères de la structure $S_t^{\varphi+1}$ sont connues, et par récursivité, on veut connaître le résultat de l'assemblage des structures $S_t^{\varphi+1}$ sur l'axe de développement d'âge physiologique $\varphi$ qui donne au final la structure $S_t^{\varphi}$, en termes de moyenne de phytomères produits.

On associe à la structure $S_t^{\varphi}$ la matrice $M_t^{\varphi}$ qui contient les moyennes des nombres de phytomères.

## Moyenne du nombre de phytomères dans les axes de développement

L'axe de développement contient une succession d'unités de croissance dont la probabilité d'existence dépend de celle du fonctionnement du méristème $b$ (avec maintenant $b \leq 1$ si les arbres sont asynchrones) et de sa viabilité $c$. On le caractérise par le vecteur-ligne $AD_t$ :

$[AD_t] = [bc\ bc^2\ \dots\ bc^1]$

L'existence de l'unité de croissance $i$ prend la valeur 1 ou 0 avec la probabilité $bc^i$ ou $1 - bc^i$, ce qui donne une moyenne au rang $i$ : $m(uc_i) = bc^i$

On peut alors mettre sous forme matricielle, l'espérance des UC selon leur rang.

$$[MAD]_t = \begin{bmatrix} bc & 0 & 0 & 0 \\ 0 & bc^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & bc^3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & bc^t \end{bmatrix}$$

Cette matrice dont la dimension dépend de l'âge chronologique est utile pour calculer la production des axes de développement :

Soit $[I_t]$, le vecteur unité de dimension $t$ : $[I_t] = [1\ 1\ldots1]$ et $[I_t]^T$ son transposé, la moyenne du nombre d'UC produites sur l'axe de développement d'âge physiologique $\varphi$ à l'âge chronologique $N$, est :

$MUC_t = [I_t] \cdot [MAD]_t \cdot [I_t]^T$

Par ailleurs, les UC sont elles-mêmes composées de phytomères dont la distribution a pour moyenne $m_u$. Le passage au nombre de phytomères produits sur l'axe de développement d'âge physiologique $\varphi$ à l'âge chronologique $i$ se fait en appliquant la règle des lois composées :

$MPHYT(\varphi,\varphi,t) = m_u \cdot [I_t] \cdot [MAD]_t \cdot [I_t]^T$ (14)

De plus, un phytomère appartenant à l'UC d'âge chronologique $i$ porte un nombre de structures de moyenne $m_a$. Sur chaque UC, en appliquant la règle des lois composées, le nombre de structures ramifiées aura une moyenne : $mst = m_u \cdot m_a$

Ces structures positionnées sur l'axe de développement à la position $i$, en années sous le sommet, ont elles-mêmes des moyennes pour leurs nombres de phytomères et pour chaque âge physiologique $y$, ($y > \varphi$ et $y \leq mx\varphi$) qui sont notées matriciellement : $ST(\varphi, : ,i)$. Le signe *:* désigne tous les âges physiologiques.

Sur l'UC*i*, en appliquant la règle des lois composées, on obtient le nombre moyen des phytomères contenus dans les structures portées.

$MST(\varphi, : ,i) = mst \cdot ST(\varphi, : ,i)$

On obtient les moyennes des nombres de phytomères de la structure principale en sommant sur l'axe de développement les sous structures branchées dessus et en utilisant la matrice *MAD* pour appliquer encore la règle des distributions composées.

On a donc le nombre de phytomères produits sur l'axe de la structure d'âge physiologique $\varphi$ que l'on inscrit dans la matrice *MPHYT*.

$MPHYT(\varphi,\varphi,t) = m_u \cdot [I_t] \cdot [MAD]_t \cdot [I_t]^T$ (14a)

Auquel on ajoute la production de phytomères portés par les structures axillaires pour tout $y$ avec $y > \varphi$

$MPHYT(\varphi,y,t) = MST(\varphi,y,t) \cdot [MAD]_t \cdot [I_t]^T$ (14b)

La formule (14b) complète la formule (14a) qui donne la moyenne des nombres de phytomères appartenant seulement à l'axe de développement. Elles contiennent maintenant les moyennes des nombres de phytomères pour tous les âges chronologiques et physiologiques des sous-structures. Le premier indice désigne l'âge physiologique de la structure, le deuxième, l'âge physiologique des phytomères et le troisième, l'âge chronologique de la structure. La dimension de ces matrices croît avec l'augmentation des CD.

En partant de l'âge physiologique le plus élevé, qui ne fait pas de branches, et en descendant jusqu'à l'âge physiologique 1, on obtient par récursivité les moyennes (et les variances, non calculées ici) des nombres de phytomères fabriqués pour tous les âges physiologiques et chronologiques de la structure. Ces formules tiennent compte de toutes les caractéristiques du fonctionnement stochastique des méristèmes (processus de Bernoulli, ramification, mortalité, etc.).

## Application

Le cas des unités de croissance avec acrotonie qui contiennent plusieurs types de phytomères portant des structures d'âges physiologiques différents se déduit de ce cas simplifié. On peut de plus y ajouter des réitérations et des structures terminales.

À titre d'exemple, on prend une plante computationnelle simulée à 5 ans avec un développement annuel rythmique de *Na* = 10 CD. On choisit les opérateurs suivants, qui contrôlent le nombre de phytomères par unité de croissance, leur différentiation et leur potentiel de ramification par âge physiologique (les structures ne réitèrent pas et n'ont pas de transitions) :

$$U = \begin{bmatrix} 8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{bmatrix}$$

$$Ma = \begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 & 2 \\ 0 & 0 & 2 & 2 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Le nombre d'UC maximum par âge physiologique dépend de l'opérateur : *N* = [10 6 4 2]

Le fonctionnement des méristèmes est donné par les opérateurs : *b* = [1 1 1 1] (les probabilités de création de UC sont mises à 1 car les arbres sont synchrones) :

*c* = [0,8 0,8 0,8 0,8] (viabilité du méristème au niveau de la création de l'UC).

*a* = [0,5 0,5 0,5 0,5] (taux de ramification).

$b_u$ = [0,5 0,5 0,5 0,5] (probabilité de fonctionnement des méristèmes au niveau du phytomère pendant la création de l'unité de croissance avec $b_u$ = 1 pour le premier phytomère).

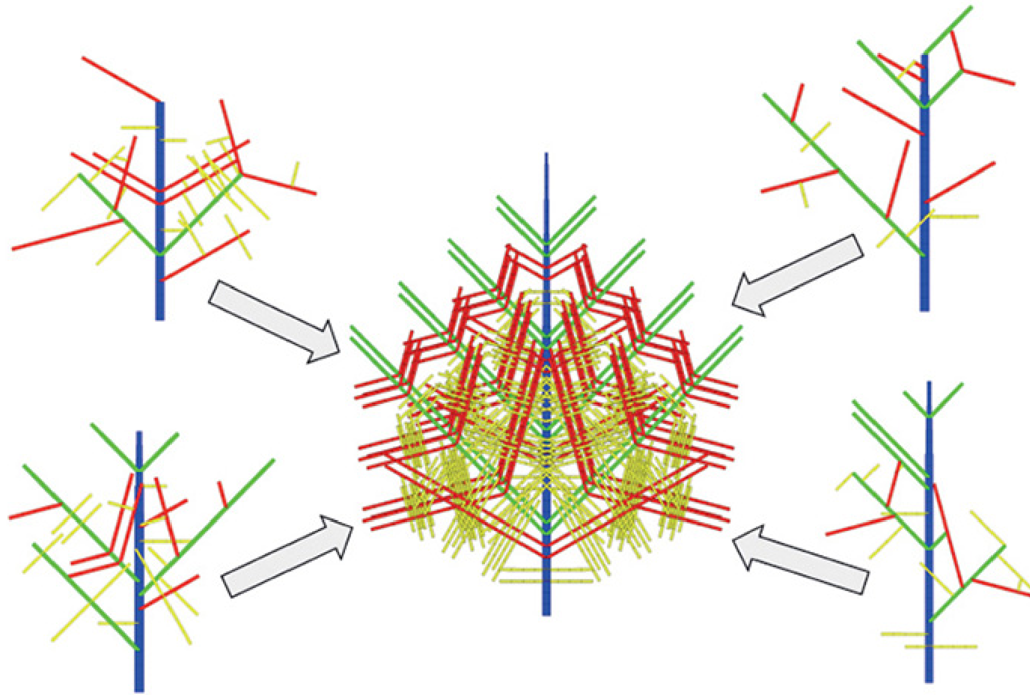


**Figure 4.15.** Quatre simulations aléatoires affichées en mode topologique et calculées selon les opérateurs définis plus haut numériquement et comparées à la structure potentielle au centre avec 4 âges physiologiques à 5 ans, qui les contient toutes en mode chronologique.

Chacun de ces phytomères a une probabilité d'existence qui dépend des probabilités de fonctionnement des méristèmes. La mortalité génère une grande variabilité. Le modèle GreenLab permet de calculer les moyennes des nombres de phytomères produits pour chaque âge physiologique et chronologique.

Ces opérateurs de développement une fois reportés dans les formules (14) et en faisant fonctionner l'algorithme récursif, permettent de simuler et de calculer les moyennes (et les variances) du nombre de phytomères par catégorie. On dispose de trois modes d'approche pour le calcul :

– le mode « calcul » qui donne directement les valeurs théoriques des moyennes des nombres de phytomères par les formules établies dans ce paragraphe. On montre que le temps de calcul est fonction du carré de l'âge de la structure ;

– le mode « quasi aléatoire » qui simule des collections limitées d'axes de développement et de structures aléatoires pour chaque âge chronologique et physiologique en partant du plus haut et qui les assemble en les choisissant au hasard. Ce mode correspond à un tirage avec remise (on peut tirer plusieurs fois la même sous-structure). La variabilité obtenue est plus limitée et dépend du nombre de répétitions des structures dans les collections. On montre que le temps de calcul est proportionnel au nombre de répétitions multiplié par le carré de l'âge de la structure ;

– le mode « pseudo aléatoire » qui correspond à une simulation stochastique classique (en mode préfixé) et le temps de calcul est alors proportionnel au nombre de phytomères produits qui peut croitre exponentiellement.

Dans l'exemple suivant (tableau 4.5), on choisit de simuler la structure à 5 ans. Pour la comparaison, le nombre de répétitions en mode quasi aléatoire est choisi à 200, et le nombre d'arbres simulés en mode pseudo aléatoire est également 200. Des sorties de simulations de plantes sont affichées et montrent une énorme variabilité (figure 4.15).

Dans cet exemple, on peut observer une concordance entre les trois types d'approche. Les formules théoriques sont les plus intéressantes, car elles permettent directement le calcul exact des moyennes par récursivité de la production d'organes, le temps de calcul ne dépend que du carré de l'âge

chronologique. Le mode de simulation pseudo aléatoire est classique, il est coûteux en temps de calcul et proportionnel au nombre d'éléments fabriqués. Le mode de simulation quasi aléatoire, particularité du modèle GreenLab, permet de trouver un compromis entre la précision recherchée et le coût en temps de calcul qui devient en effet proportionnel au carré de l'âge chronologique multiplié par le nombre de répétitions dans la collection.

**Tableau 4.5.** Valeurs des moyennes calculées et simulées sur 200 échantillons aléatoires du nombre de phytomères produits dans le cas de la structure complexe de la figure 4.16, pour les trois modes de calcul.

| | **Calcul théorique** | **Simulation quasi aléatoire** | **Simulation pseudo aléatoire** |
|---|---|---|---|
| $\varphi$1 | 13,3 | 13,6 | 13,7 |
| $\varphi$2 | 23,3 | 22,1 | 23,7 |
| $\varphi$3 | 38,1 | 38,6 | 38,8 |
| $\varphi$4 | 33,1 | 31,3 | 33,8 |

## Performances du système

Pour étudier les performances du modèle selon les trois modes, on l'applique à un arbuste avec quatre âges physiologiques. Les axes ont un développement continu et indéfini et les méristèmes fonctionnent avec une même probabilité $b$ = 0,8. Les ordres de ramifications correspondent aux âges physiologiques. La simulation porte sur 40 CD de développement.

Un tel arbre produit par âge physiologique $\varphi$ un nombre de phytomères $X_t^\varphi = b^\varphi \cdot C_t^\varphi$ à l'âge chronologique $t$. Les coefficients $C_t^\varphi$sont ceux du binôme de Newton. On choisit un nombre de répétitions de 50 arbres pseudo aléatoires et de 50 structures pour les arbres quasi aléatoires. On peut voir trois répétitions à l'âge 10 représentées en mode chronologique de cet arbuste figure 4.16.

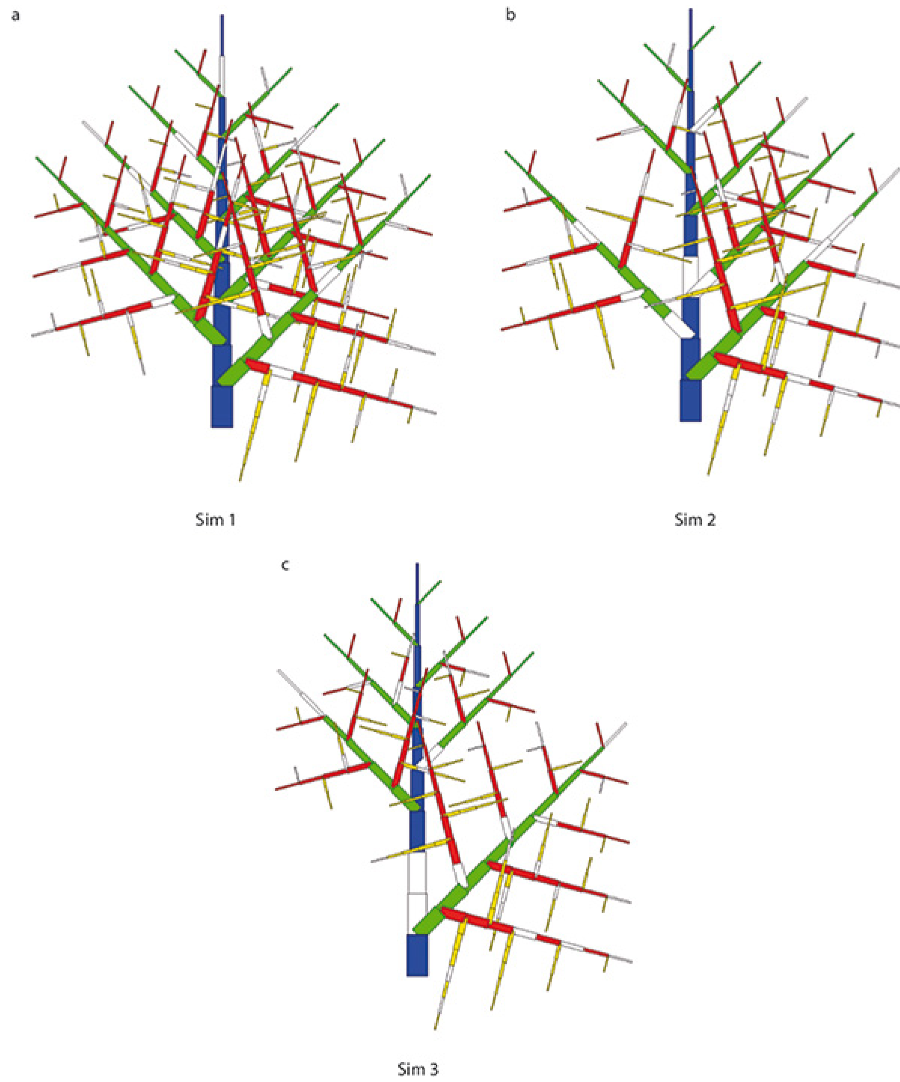



**Figure 4.16.** Trois simulations aléatoires, en mode chrononologique avec 6 CD, d'un arbuste avec 4 âges physiologiques et une probabilité de développement *b* = 0,8 pour tous les méristèmes.

À l'âge physiologique $\varphi$ et l'âge chronologique $t$, le nombre moyen de phytomères produits est : $X_t^\varphi = b^\varphi \cdot C_t^\varphi$. Cette plante est testée à 40 CD pour évaluer les performances du calcul des moyennes et des variances

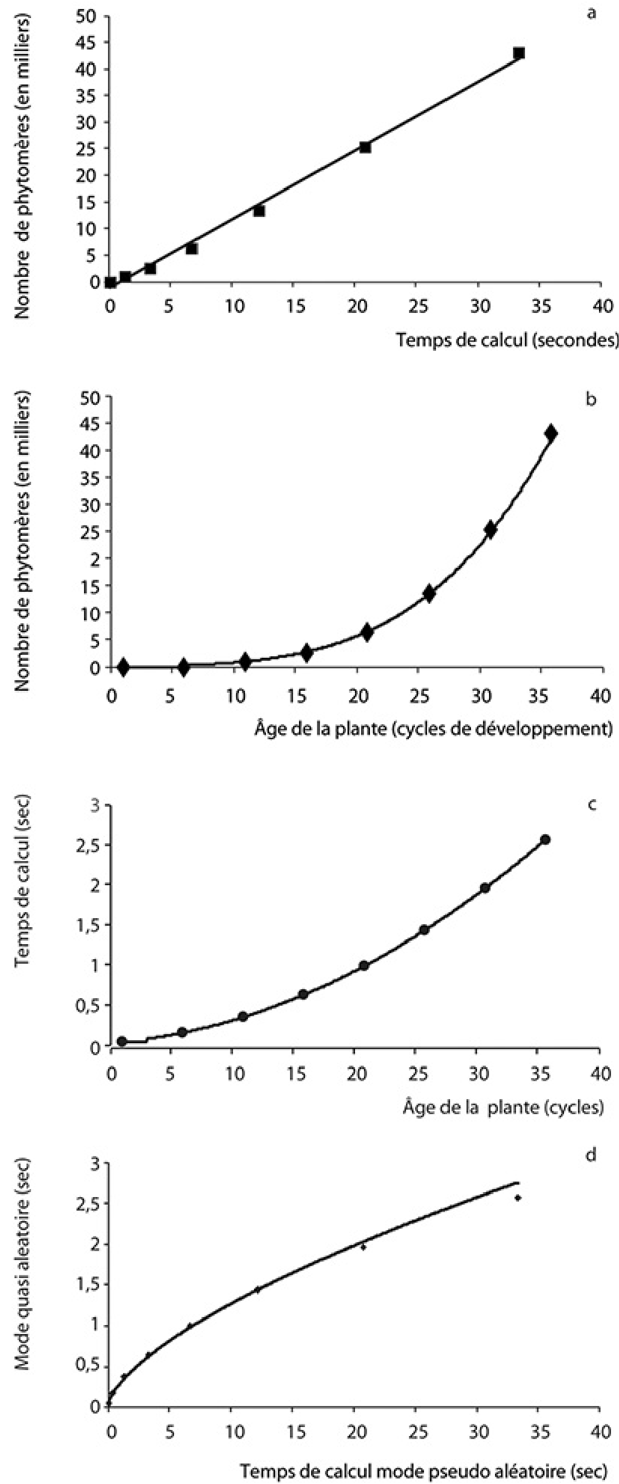



**Figure 4.17.** Performances de calcul en mode pseudo aléatoire, pour un arbuste à 4 âges physiologiques dont le nombre d'organes par âge chronologique *t* et physiologique *φ* est théoriquement : $X_t^{\varphi} = b^{\varphi} \cdot C_t^{\varphi}$.

**a** : temps de calcul *versus* nombre de phytomères créés pour 50 simulations en mode préfixé. Comme prévu, il y a proportionnalité. **b** : vérification de la production de phytomères en fonction de l'âge est comme un polynôme de degré 4, ce qui veut dire aussi que le temps de calcul augmente de la même façon avec l'âge. À 40 CD, le nombre de phytomères simulés est $X_{40}$ = 43875. **c** : dans le mode quasi aléatoire, le temps de calcul augmente comme le carré du

nombre de CD. **d** : le temps de calcul en mode quasi aléatoire dans ce cas précis de l'ordre 4 est la racine carrée du temps de calcul en mode pseudo aléatoire.

La simulation pseudo aléatoire qui construit l'arbre de manière préfixée, doit avoir évidemment un temps de calcul proportionnel au nombre d'organes à créer. Rapidement celui-ci devient important, surtout pour des ordres de branchement élevés. À l'ordre 4, on aura ainsi un temps de type polynomial à la puissance 4, ce que l'on peut vérifier sur la figure 4.17.

La simulation quasi aléatoire, caractéristique du modèle GreenLab, qui construit l'arbre en utilisant et en assemblant des collections de sous-structures sur des axes de développement de façon récursive, est beaucoup plus efficace (tableau 4.6).

On se base sur une collection de 50 sous-structures par âge physiologique afin de comparer la production de phytomères avec celle du mode pseudo aléatoire (figure 4.17). On peut montrer que le temps de calcul est proportionnel au nombre de sous-structures dans la collection multiplié par le carré de l'âge de la plante. Il faut noter que c'est le premier arbre simulé qui coûte le plus en temps de calcul car il nécessite la construction des collections de sous-structures pour tous les âges physiologiques et chronologiques. Pour simuler d'autres arbres selon le même automate botanique stochastique, on assemble des sous-structures choisies au hasard, dans la collection déjà créée, aux bons âges chronologiques et physiologiques. Ainsi, les branches du premier arbre habillent les troncs de la forêt !

**Tableau 4.6.** Comparaison des performances des trois modes de calculs.

| | | **Temps de calcul** | | |
|---|---|---|---|---|
| **Cycles** | **Nombre de phytomères** | **Opérateur** | **Quasi aléatoire** | **Pseudo aléatoire** |
| 5 | 17 | 0,01 | 0,04 | 0,06 |
| 10 | 184 | 0,02 | 0,16 | 0,35 |
| 15 | 871 | 0,03 | 0,36 | 1,31 |
| 20 | 2705 | 0,05 | 0,63 | 3,3 |
| 25 | 6571 | 0,083 | 0,99 | 6,7 |
| 30 | 13606 | 0,12 | 1,43 | 12,2 |
| 35 | 25206 | 0,17 | 1,96 | 20,8 |
| 40 | 43023 | 0,24 | 2,57 | 33,4 |
| Nombre de phytomères | | 43023 | 42904 | 43875 |

Le tableau 4.6 montre que dans les modes de calcul, les nombres de phytomères simulés sont proches. Seul le mode « calcul » donne la valeur théorique de la production moyenne de l'automate botanique stochastique (en même temps que la variance).

Le calcul direct des moyennes (et des variances) par l'opérateur stochastique est de loin le plus performant. À 40 CD, l'opérateur calcule environ 10 fois plus vite le nombre de phytomères produits que le mode quasi aléatoire avec 50 répétitions par sous-structure et 140 fois plus vite que le mode pseudo aléatoire avec 50 répétitions par arbre. Comme prévu, les temps de calcul entre le mode opérateur et le mode quasi aléatoire sont proportionnels (ici, environ un facteur 10, qui dépend du nombre de répétitions), alors que les différences de temps de calcul entre le mode opérateur et le mode pseudo aléatoire augmentent comme le carré du nombre de cycles.

## ⏩ À retenir

Le dénombrement des organes produits à un âge chronologique donné est un point essentiel pour les plantes computationnelles. D'une part, la production d'organes est souvent liée au rendement agronomique (nombre de grains produits par un caféier par exemple) et d'autre part, cette production est une composante de la demande de la plante car les organes sont des « puits » pour la biomasse (chapitre 5).

Généralement, les programmes informatiques qui simulent les plantes construisent une structure topologique qui contient explicitement tous les organes. L'exploration de cette structure permet de compter, un par un, tous les organes produits.

Cette méthode a trois limites :

– dans le cas des arbustes et des arbres, la structure topologique devient vite volumineuse avec l'âge, son temps de construction ou d'exploration est proportionnel au nombre d'organes produits et il a souvent un caractère exponentiel ;

– dans le cas des plantes stochastiques on ne sait pas calculer directement l'espérance mathématique de la production sans avoir recours à la moyenne de nombreuses simulations aléatoires ;

– quand l'automate botanique est complexe et à double échelle, il est difficile d'affirmer que la structure topologique simulée par le programme informatique a produit le bon nombre d'organes.

Le modèle GreenLab pallie à ces inconvénients. L'automate botanique permet de définir une structure potentielle dont chaque entité botanique a une probabilité d'existence qui dépend des paramètres du fonctionnement stochastique des méristèmes. À partir de l'automate botanique de GreenLab, on peut écrire des opérateurs de développement (formule 14) sous forme matricielle, qui donnent directement la moyenne (et la variance non présentée ici) du nombre de phytomères produits par catégorie, sans recours à la simulation stochastique. La relation entre le nombre de phytomères produits à un âge donné et le temps de calcul est quadratique.

Ces opérateurs qui ne reconstruisent pas la structure topologique permettent de valider l'organogénèse des simulations informatiques qui reproduisent la plante en détail, car les algorithmes sont différents du processus de construction, pas à pas, de la plante.

Les opérateurs de développement permettent de calculer la production des phytomères dans les cas les plus complexes de l'automate botanique, incluant la pré et la néo formation, le polycyclisme, les rameaux anticipés, les rameaux retardés, les arbres synchrones ou asynchrones, et enfin les réitérations.

Dans le cas des arbres synchrones qui ne font que de la préformation (érable), une simplification importante est que les phytomères de l'UC peuvent être générés simultanément sur un pas de temps annuel. Dans le cas des arbres synchrones avec néoformation (abricotier), les phytomères doivent être produits à chaque cycle un par un. Malgré cela, l'algorithme reste performant.

L'opérateur de développement qui calcule la production de l'automate botanique par factorisation et instanciation des sous-structures, correspond au « mode matrice » de GreenLab. Il est aussi à la base d'une nouvelle méthode de simulation du développement des structures et des architectures végétales qui est implémentée dans le logiciel Gloups.

En effet, le dessin de la plante peut se calquer sur l'algorithme du calcul du mode matrice. Il suffit de remplacer les matrices par les listes de phytomères correspondantes dans les sous structures, pour passer en « mode liste ». Les sous-structures deviennent des listes qui s'additionnent par insertion et concaténation de façon récursive pour construire la structure topologique de la plante entière. En simulation, le mode quasi aléatoire permet aussi de dessiner les plantes stochastiques, en contrôlant le nombre de répétitions des sous structures par âge chronologique et physiologique.

Avec un haut degré de factorisation, chaque sous-structure, d'un âge physiologique et chronologique donné dans le cas déterministe, n'est calculée qu'une seule fois, mais elle peut être utilisée par instanciation de multiples fois. Le mode quasi aléatoire basé sur des répétitions de sous structures permet de simuler des arbres stochastiques. Le premier arbre simulé construit la collection de sous-structures utilisées par les suivants qui se construisent alors par instanciations.

La philosophie du modèle GreenLab est de n'utiliser que le mode matrice pour le calcul de la production sans passer par la représentation de la plante. Les concepts de série organique et de cohorte (chapitre 5) montrent que la structure topologique n'est pas nécessaire pour le calcul des relations sources-puits. Le mode matrice facilite l'assimilation des données ainsi que la mise en œuvre des méthodes inverses (chapitre 11). La simulation de l'architecture qui n'est possible qu'avec le mode liste est réservée pour diverses applications dont l'image de synthèse.

Les opérateurs de développement et les algorithmes de calcul présentés dans ce chapitre proviennent directement de la modélisation mathématique de l'automate botanique du modèle GreenLab, sans se soucier de les intégrer dans un formalisme conforme aux exigences des mathématiciens. Sous l'impulsion de Jean Françon (1990), ceux-ci se sont efforcés de définir un formalisme pour le modèle GreenLab qui fait le lien avec les grammaires et les arbres combinatoires (Kang *et al.*, 2007 ; Loi *et al.*, 2008 ; Loi *et al.*, 2010).

# Partie 2

## Modélisation de la croissance de l'architecture des plantes

# Chapitre 5

# Modélisation de la croissance végétale, les opérateurs de croissance : cas déterministe

PHILIPPE DE REFFYE, EP HEUVELINK, VÉRONIQUE LETORT, MENGZHEN KANG

ZhiGang Zhan, HongPing Yan, YunTao Ma, XiaoXue Dong, Dong Li, Michaël Dingkuhn, Paul-Henry Cournède, Amélie Mathieu, Natacha Motisi, Jonathan Leroux, Olivier Taugourdeau ont contribué à ce chapitre.

Ce chapitre vise à mettre la croissance des plantes en équations. Il s'agit de rester au plus près des modèles de culture, qui calculent la biomasse produite par un peuplement végétal et sa répartition dans les compartiments d'organes sous l'action de la photosynthèse, pour garder une forte compatibilité avec eux. Ici, on se positionne au niveau de l'architecture de la plante individuelle, et plus précisément au niveau du phytomère et des organes qui est l'échelle du modèle GreenLab. La parcelle devient un ensemble de phytomères composés d'organes qui sont dispersés parmi les plantes.

Au chapitre 3, l'architecture de la plante est reconstruite en habillant en 3D une structure morphologique 2D engendrée par le fonctionnement des méristèmes à l'aide d'objets géométriques mis à l'échelle et représentant les organes. Il s'agit ici d'attribuer un rôle fonctionnel en termes de sources et de puits à ces organes afin de calculer la croissance de la plante. La production et la répartition de la biomasse végétale se font selon un modèle dynamique : la biomasse est synthétisée par les feuilles (sources) à chaque cycle de développement et redistribuée dans la structure jusqu'aux nouveaux organes (puits) créés, ainsi qu'aux anciens qui continuent leur expansion en volume. Par rétroaction, les nouvelles feuilles créées prolongent la croissance de la plante. Le développement issu du fonctionnement des méristèmes (chapitres 2 et 4) permet de calculer le nombre d'organes produits par cohorte, ce qui définit la « demande » de la plante en les associant à leurs puits. Le système fonctionne par récurrence à partir de la graine. La morphologie des organes dépend de leur biomasse, de leur densité et de leurs coefficients de formes (allométries). L'architecture de la plante produite en simulant la croissance n'est pas visuellement différente de celle produite en simulant le développement avec des organes pré-dimensionnés à partir de mesures empiriques. Mais les organes jouent maintenant leurs rôles fonctionnels, ce qui permet d'aborder la production végétale sous un angle nouveau et donc d'envisager de nouvelles applications agronomiques.

## ⏩ Processus biologiques de base de la croissance végétale

Rappelons que la croissance d'une plante est sous la dépendance de deux processus biologiques qui interagissent :

– le développement, qui met en place les axes végétatifs (figure 5.1a) et qui dépend du fonctionnement des méristèmes. La botanique étudie l'architecture des plantes composée de différents types d'axes dont la combinaison génère des modèles architecturaux (Hallé *et al.*, 1978). La plante est individualisée et son architecture est considérée comme le résultat du déroulement d'un programme morphogénétique, qui interfère peu avec l'environnement climatique. La photosynthèse est ignorée. Les chapitres 1 et 3 détaillent la combinatoire variée des modèles architecturaux ;

– la croissance, qui dépend de la photosynthèse par le jeu des relations sources-puits et cause l'expansion des organes. L'agronomie étudie la production d'un peuplement par unité de surface, à l'aide de modèles de culture qui utilisent les facteurs environnementaux et l'interception de la lumière par le feuillage. La plante n'est pas individualisée (figure 5.1b). Les différents types d'organes sont rassemblés en compartiments au niveau du peuplement végétal sur une surface cultivée au sol souvent de 1 m$^2$. La croissance des plantes est le résultat, d'une part, de la biomasse produite par unité de surface et par pas de temps et, d'autre part, de sa répartition dans les différents compartiments végétaux (feuilles, fruits, entrenœuds).

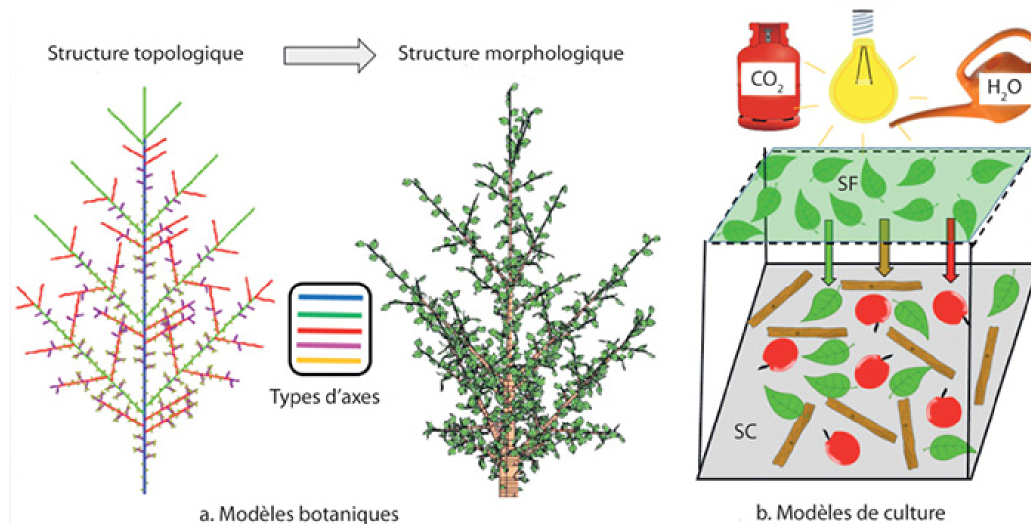



**Figure 5.1.** Modèles botaniques de développement et modèles de culture.

**a** : modèles botaniques pour le développement, organisation topologique d'une structure végétale avec différents types d'axes correspondants à autant d'âges physiologiques (5 ici, matérialisés par leur couleur, bleu, vert, rouge, magenta et orange). L'architecture de la plante s'obtient en donnant aux entités botaniques leurs positions géométriques, leurs formes et leurs dimensions. **b** : modèles de culture pour la croissance, interception de la lumière par un couvert végétal. Les plantes ne sont pas individualisées : ce qui compte c'est le rapport entre la surface foliaire (*Sf*) active et la surface au sol cultivée (*Sc*). La biomasse produite est répartie en proportion dans les différents compartiments végétaux (feuilles, entrenœuds, fruits) dont les organes ne sont pas connus en nombres.

Le modèle GreenLab se propose de faire une synthèse de ces deux approches en combinant les modèles architecturaux de la botanique avec les modèles de culture de l'agronomie, pour aboutir à un modèle de plante computationnelle adapté aux besoins de l'agriculture.

## Allongement des axes et temps thermique

La croissance des plantes fluctue sous la dépendance des variations des facteurs de l'environnement (lumière, température, etc.). L'allongement des axes est irrégulier en fonction du temps calendaire (les jours). Il dépend autant du fonctionnement des méristèmes qui créent de nouveaux phytomères que de l'expansion de ceux-ci. Si la température baisse, l'allongement ralenti ; il accélère dans le cas contraire. En revanche, les agronomes observent que le nombre cumulé de phytomères créés par un méristème sur une tige est une fonction linéaire de la somme des températures moyennes journalières (appelée temps thermique) reçue par la culture. Chaque phytomère créé correspond à un cycle de développement. L'étude des modèles de croissance et de développement se trouve alors grandement simplifiée par l'utilisation du temps thermique en fonction duquel la vitesse de développement est stabilisée.

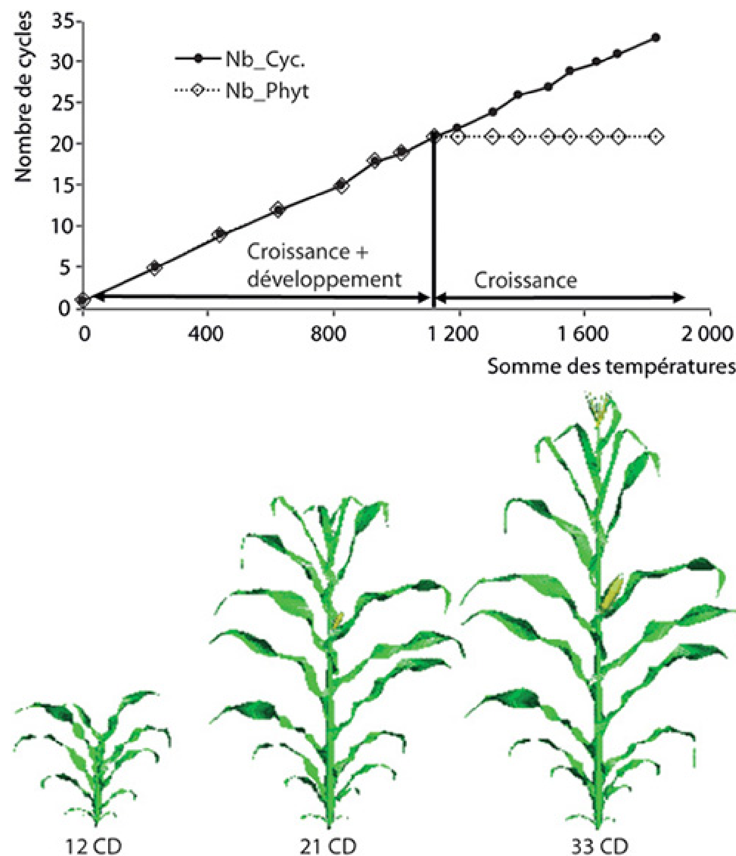



**Figure 5.2.** Synchronisation des cycles de croissance et de développement. Observations sur les phases du développement et de la croissance d'un maïs cultivé en Chine. Source : YunTao Ma, Chinese Agricultural University.

La durée de la première phase est comprise entre la germination et la formation de l'épi terminal qui arrête le développement de la tige en phytomères mais pas la croissance en cycles. Pendant cette période, on établit la relation linéaire entre le temps thermique et le nombre de cycles qui est égal au nombre de phytomères. Dans la deuxième période, on extrapole la relation pour discrétiser la durée de la croissance en nombre de cycles. Trois stades de croissance sont visualisés à 12, 21 et 33 CD.

S'il semble pertinent de discrétiser en cycles, les étapes du développement d'une plante dont les méristèmes produisent des nombres entiers de phytomères, en revanche, l'expansion en volume des organes reste continue et n'a pas de marqueurs du temps explicites. Cependant, la durée de croissance des organes est aussi liée au temps thermique (chapitre 1) comme pour le développement des axes. L'expansion des organes qui dépend de la photosynthèse ralentit si la température extérieure s'abaisse. La durée d'expansion des organes se stabilise lorsqu'on utilise comme unité de mesure le temps thermique au lieu du temps calendaire. Pour synchroniser la croissance et le développement dans le fonctionnement de la plante, le modèle GreenLab se sert du cycle de développement pour jouer également le rôle de cycle de croissance. À chaque cycle, les méristèmes mettent en place de nouveaux phytomères. Pendant ce temps, les feuilles produisent de la biomasse qui se répartit dans la plante selon la compétition entre les différents organes puits. Cette méthode permet de suivre le fonctionnement d'une plante lorsque son développement s'arrête avec la floraison terminale de la tige mais que la croissance continue, comme pour le maïs (Guo *et al.*, 2006), le blé, le tournesol (figure 5.2). La relation linéaire entre le nombre de cycles et le temps thermique est établie pendant la phase de développement où s'accumulent les phytomères, puis elle est extrapolée au-delà pendant la phase de croissance pure.

La période de croissance peut être suivie pas à pas en utilisant le cycle grâce à sa correspondance avec le temps thermique. Le fonctionnement de la plante est synchronisé pour le développement et la croissance.

## Photosynthèse et production des sucres

La biomasse fraiche des organes est constituée essentiellement d'eau (80 %-90 %) provenant du sol, et de sucres (10 %-15 %), eux-mêmes constitués de 50 % d'eau et de 50 % de $CO_2$ provenant de l'air. Le reste (5 %) sont des oligoéléments (azote, phosphore, potassium, fer, etc.) nécessaires au fonctionnement physiologique mais négligeables en poids.

La production de cette biomasse dépend essentiellement des facteurs environnementaux : lumière, température, eau et teneur en $CO_2$ de l'air.

La sève brute composée d'eau et de sels minéraux est extraite du sol par les racines. Par un phénomène physique de succion, l'eau est aspirée jusqu'à la surface des feuilles où 90 % de son volume s'évapore. Les 10 % restants se chargent des sucres produits par la photosynthèse au niveau des feuilles pour constituer la sève élaborée qui est redistribuée aux organes pour assurer leur croissance, par des canaux spécialisés dans toute la plante.

L'activité de la photosynthèse dépend de l'énergie véhiculée par la lumière et de la surface du feuillage qui l'intercepte. On doit au hollandais de Witt (1978) la première relation entre la biomasse produite par $m^2$ de plantes et par jour et l'énergie lumineuse incidente :

$$Q = C \cdot PAR \cdot (1 - exp(-k \cdot LAI)) \cdot \Delta t \quad (1)$$

Dans cette équation, $Q$ représente la biomasse sèche produite pendant la période $\Delta t$. Le PAR (radiation photosynthétique active) est la fraction de la radiation du soleil utilisable par la photosynthèse, en mégajoule (MJ) reçue par $m^2$. $C$ est un coefficient de conversion appelé efficience climatique, $k$ un coefficient dépendant de l'horizontalité des feuilles et LAI, appelé indice foliaire, la surface foliaire de la culture au $m^2$. La fonction $(1 - exp(-k \cdot LAI))$ est dérivée de la loi de Beer-Lambert qui calcule l'extinction de la lumière quand elle pénètre dans un milieu turbide. Elle permet la prise en compte, dans le calcul de la production photosynthétique, du taux de recouvrement des feuilles les unes sur les autres. Celui-ci limite l'interception de la lumière par la surface foliaire.

Pour la culture de la tomate aux Pays-Bas, Ep Heuvelink note que la radiation globale en été reçue par le peuplement vaut en moyenne 17 MJ/$m^2$/jour en été, mais seulement 50 % de la radiation (le PAR) est utilisable pour la photosynthèse et ce taux diminue encore d'un facteur 0,7 si la plante est cultivée en serre, car la lumière doit traverser les vitres. La radiation reçue par le peuplement est donc environ : $17 \times 0{,}5 \times 0{,}7 = 6{,}0$ MJ/$m^2$/jour (en hiver, la radiation globale tombe à 2 MJ/$m^2$/jour, d'où la nécessité de l'éclairage).

La température étant contrôlée (≈ 20 °C) en serre, elle n'est pas un facteur limitant.

La loi de Beer-Lambert d'extinction de la lumière est bien vérifiée en général dans les cultures en serre (figure 5.3).

L'indice foliaire est élevé pendant la période de production : $LAI > 3$ ce qui fait que toute la lumière est quasiment interceptée par le feuillage : $(1 - exp(-3)) = 0{,}95$ avec $k = 1$. L'efficience de la lumière utilisable par le peuplement vaut $C = 3{,}0$ g/MJ pour un peuplement de tomates. Elle est stable et ne dépend pas de la densité de plantation. Mais c'est une valeur qui peut changer légèrement selon les facteurs climatiques dans la serre. On en déduit la production végétale de matière sèche par mètre carré d'un peuplement de tomates : $Q = 3 \times 6 \times 0{,}95 \approx 17$ g/$m^2$/jour.

Cette valeur dépend aussi de l'espèce, mais un ordre de grandeur de $Q \approx 20$ g/$m^2$/jour de matière sèche est raisonnable pour la photosynthèse d'un couvert en général en été, ce qui donne $Q \approx 200$ g/$m^2$/jour pour la matière fraiche synthétisée. Selon le type de récolte (graine ou légume et fruit), c'est la matière sèche ou fraiche qu'il faut considérer d'un point de vue économique.

Si on considère la densité *d* et un *LAI* > 3, chaque plante croîtra en moyenne chaque jour d'une quantité inversement proportionnelle à *d* : *q* = *Q/d*. Plus il y a de plantes, plus elles sont réduites, le facteur limitant étant la production maximum du peuplement par unité de surface (souvent le $m^2$).

## Pool commun

### Utilisation des sucres par la plante

La photosynthèse produit des sucres (les assimilats) qui sont à la fois un constituant et un carburant du système plante.

Transformés en cellulose, ils constituent les parois cellulaires de la plante qui construisent sa charpente. Ils forment la plus grande proportion de la matière sèche. Cette matière, une fois fabriquée, n'interfère plus avec le fonctionnement : on parle de carbone fixé. Transformés en amidon, ils constituent des réserves sous la forme de grains dans les vacuoles des cellules. Utilisés pour faire fonctionner physiologiquement le système plante (transport des sucres dans la structure, respiration), ils fournissent l'énergie nécessaire à la croissance.

Dans un environnement favorable, la proportion entre le constituant et le carburant est stable. Dans certaines conditions de stress, par exemple le riz avec une forte salinité du sol, les sucres sont utilisés en énergie pour lutter contre la pénétration du sel dans les racines et la plante ne pousse plus, bien que ces sucres soient synthétisés normalement (communication personnelle de M. Dingkuhn). Selon le constituant, le coût de fabrication est différent. Faire de l'huile, à poids égal, utilise deux fois plus de sucres que pour faire de la cellulose.

Dans cet ouvrage, on se place dans des conditions de culture normales, sans stress. Ce qui veut dire que la proportion des sucres synthétisés, qui construit l'architecture, est supposée constante et que les organes sont formés d'un même constituant (la cellulose) qui représente environ 10 %-20 % de la matière fraiche. Il est du ressort de l'écophysiologiste d'adapter le modèle à des conditions particulières selon ses besoins et ses connaissances. On ne considèrera donc que la « photosynthèse nette », c'est-à-dire la proportion de sucre en cellulose qui sert à fabriquer l'architecture de la plante et dans un environnement climatique constant.

### Stockage des sucres par la plante

L'expansion des organes en volume est assurée par leur accès aux sucres produits par la photosynthèse et véhiculés par la sève élaborée qui est le constituant de la biomasse fraiche. Pour simplifier, certains éco-physiologistes considèrent que tout se passe comme si il y avait un pool de biomasse commun auquel les organes avaient un accès direct. La notion de pool a l'avantage de ne pas avoir à simuler la diffusion de la matière produite par les feuilles dans les organes de toute la structure via le réseau de ramifications. La simulation informatique de cette diffusion est complexe et coûteuse en temps de calcul. La notion de pool commun s'est montrée bien adaptée au fonctionnement des modèles de cultures.

Un problème qui se pose est la création d'un compartiment de réserves. Le pool commun constitué par la photosynthèse à chaque cycle de croissance est-il entièrement utilisé pour assurer l'expansion ou bien l'est-il seulement en partie, l'autre fraction constituant des réserves ? On verra par la suite que le problème ne peut pas être identifié facilement par l'expérimentation. Les modèles de culture comme Tomsim (Heuvelink, 1999), ou structure-fonction comme GreenLab (Guo *et al.*, 2006) sont validés expérimentalement sans compartiment-réserve. Cela ne veut pas dire qu'il n'existe pas, mais que son effet se dilue dans la répartition de la biomasse dans les organes. Par ailleurs du point de vue de la modélisation, l'adjonction d'un compartiment réserve est facilement réalisable (chapitre 14) si la nécessité s'avérait.

### Organes sources, organes puits, allométries

Les organes de la plante se divisent en deux catégories :

**Les organes sources** produisent de la biomasse par la photosynthèse en interceptant la lumière à leur surface, grâce à des organites « les chloroplastes ». Ces organes sont également des puits car ils sont constitués de matière végétale. La feuille est le principal organe source. Sa forme aplatie maximise l'interception de la lumière. D'autres organes peuvent participer aussi à la photosynthèse, comme les gaines des feuilles des graminées ou les gousses des légumineuses et les siliques des crucifères, voire même les jeunes entrenœuds non encore aoûtés. À l'origine de la croissance, la graine est l'organe source initial. À leur sénescence, les organes peuvent restituer une partie de leur biomasse au pool commun et redeviennent ainsi sources : c'est le phénomène de remobilisation (chapitre 12).

**Les organes puits**, tous les organes sont des puits qui attirent la biomasse synthétisée. La force du puits d'un organe varie selon son type et son âge chronologique. En général, le puits croît depuis la création de l'organe jusqu'à un maximum, pour ensuite décroître et enfin s'annuler quand l'organe a atteint sa maturité. D'autres puits sont particuliers : les cernes ligneux des axes végétatifs à l'origine de la croissance secondaire, et les racines. Ces dernières dans le modèle GreenLab sont englobées dans un compartiment racinaire, faute de pouvoir les détailler suffisamment. Un autre puits caché est le compartiment réserve constitué essentiellement de grains d'amidon stockés dans les vacuoles des cellules.

La forme d'un organe est dépendante de son volume (qui dépend de son poids et de sa densité) et de coefficients de formes qu'on appelle allométries :

– la feuille est considérée comme un volume aplati dont l'épaisseur $\varepsilon$ est constante. La surface est dans ces conditions proportionnelle au volume ;
– l'entrenœud est considéré comme un cylindre défini par la surface de sa section $s$ et sa longueur $h$. Son volume $v$ dépend de la quantité de biomasse $q$ et de la densité $d$ : $v = q/d$ ;
– le coefficient de forme $\beta$ caractérise l'allongement du cylindre et le coefficient $\gamma$ l'allométrie entre $s$ et $h$ selon la relation : $h/s = \beta \cdot v^{\gamma}$. Les dimensions du cylindre sont alors liées au volume et aux allométries par les formules :

$$h = \sqrt{\beta} \cdot (v)^{\frac{1+\gamma}{2}}$$

et

$$s = \sqrt{\frac{1}{\beta}} \cdot (v)^{\frac{1-\gamma}{2}}$$

On remarque que si $\gamma = 0$ la longueur et la section varient comme la racine du volume ; si $\gamma = 1$ la section est constante et la longueur est proportionnelle au volume. Si $\gamma = -1$, c'est au contraire la longueur qui est constante et la section variable. Enfin si $\gamma = 2/3$, le rapport longueur sur diamètre est constant.

Enfin, pour simplifier, on peut assimiler un fruit à un ellipsoïde, les demi-axes étant les coefficients de formes.

## ⏩ Tomsim, un exemple de modèle de culture

Ep Heuvelink a procédé à de nombreuses expériences agronomiques sur la tomate, pour dégager des règles qui sont à la base du fonctionnement du modèle Tomsim (Heuvelink, 1995), (Heuvelink, 1996a et 1996b).

La tomate en serre à Wageningen est cultivée sur une seule tige. Après une courte période végétative, la plante émet toutes les trois feuilles un bouquet de fruits (jusqu'à sept). L'indice foliaire (surface de

feuilles/m$^2$) et l'indice de récolte (poids des fruits/poids des plantes/m$^2$) sont relevés pendant la croissance de la culture.

Bien que Tomsim soit un modèle de culture qui fonctionne au niveau des compartiments, il a des caractéristiques qui le rapprochent des modèles structure-fonction. La variation du puits des fruits est mesurée par un suivi des accroissements en diamètre, elle intervient dans le calcul de la demande (mais on reste au niveau compartiment pour la demande des feuilles et des entrenœuds). La surface foliaire est déduite du rapport du poids des feuilles sur leur épaisseur. Le modèle Tomsim est assez générique puisqu'il a pu être adapté au chrysanthème et au poivron.

## Interception de la lumière par le couvert dans la serre

Les mesures expérimentales de la surface foliaire/m$^2$ (indice foliaire, LAI ) et de l'interception de la lumière par le couvert à l'aide d'instruments permettent de vérifier la loi de Beer-Lambert dans les conditions de culture en serre (figure 5.3a). De plus, on vérifie que la biomasse produite est proportionnelle à la lumière interceptée par le couvert (figure 5.3b). Cette proportion montre une bonne stabilité, si l'intensité lumineuse varie entre certaines limites.

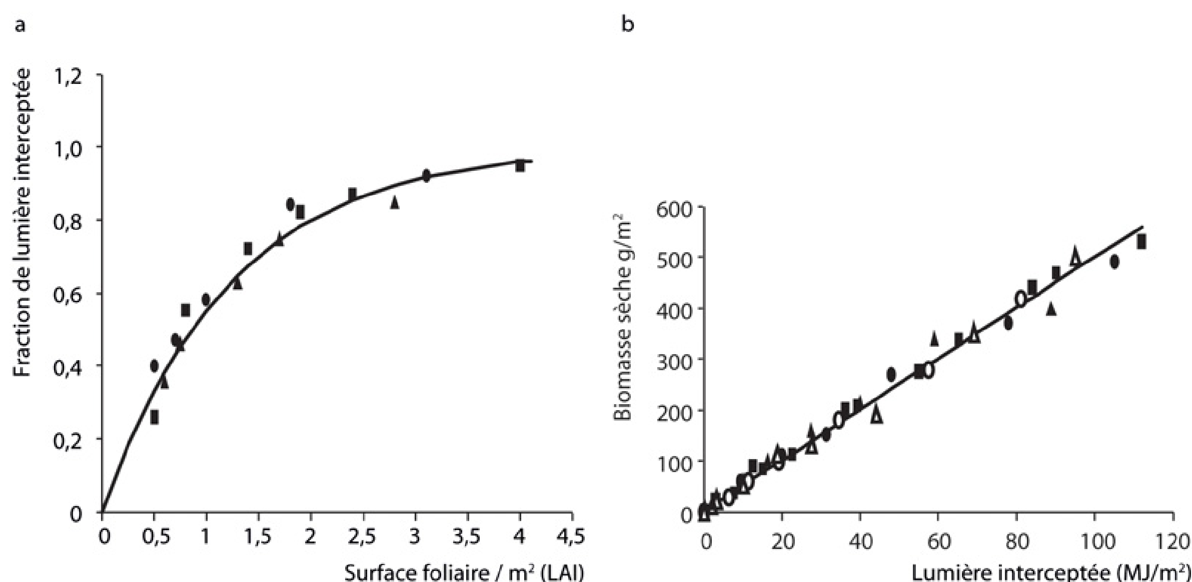



**Figure 5.3.** Interception de la lumière par un peuplement de tomates. Source : Heuvelink, université de Wageningen.

**a** : vérification expérimentale de la loi de Beer-Lambert, pour l'interception de la lumière par un peuplement de tomates en fonction de l'indice foliaire. On a $I = 1 - exp\ (-0{,}8 \cdot LAI)$. **b** : proportionnalité entre la matière fabriquée et la lumière interceptée par le couvert pour différentes expérimentations de chrysanthèmes. L'efficience de la lumière, facteur de proportionnalité vaut *LUE* = 5 (symboles vides : un éclairage et 3 densités différentes, symboles pleins : trois éclairages différents pour une densité).

## Effet de la densité sur la croissance individuelle et du peuplement

La surface cultivée de référence pour la production est le mètre carré. Au départ, la plus forte densité produit évidemment le plus de biomasse au m$^2$, car les plantes ne sont pas encore en contact. On constate que la production est exponentielle. Dès que le LAI devient fort (supérieur à 3), la production par m$^2$ est la même quelle que soit la densité (figure 5.4a). Les plantes individuelles tendent vers un poids inversement proportionnel à la densité (figure 5.4b).

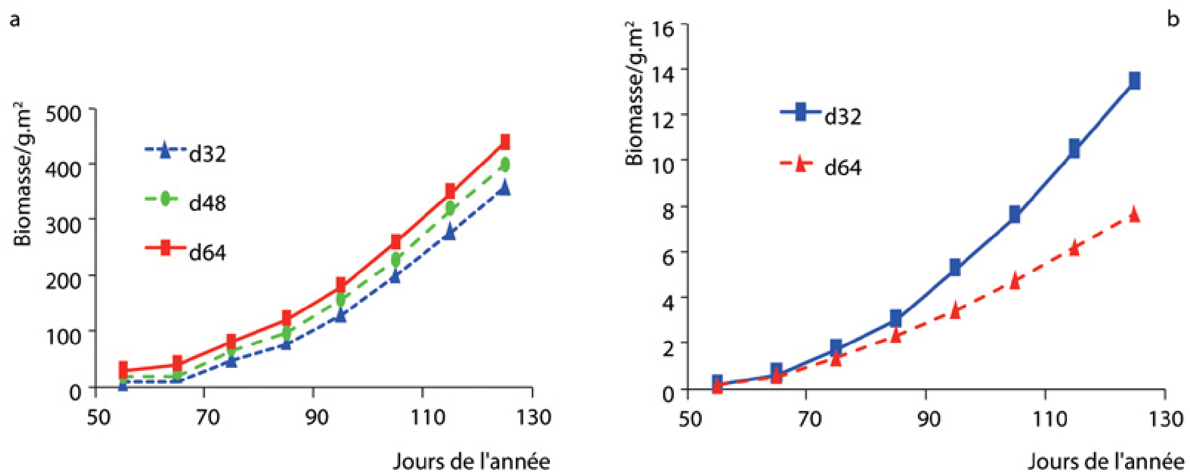



**Figure 5.4.** Densité et croissance individuelle et du peuplement. Source : Heuvelink, université de Wageningen.

**a** : croissance d'un peuplement de chrysanthèmes sous 3 densités (32, 48, 64 plantes/m$^2$) : Au début, c'est la somme de la surface des feuilles qui compte et la croissance est exponentielle. La production au m$^2$ croît évidemment avec la densité. Au-delà de 90 jours, la croissance devient linéaire et identique pour les 3 densités. Le LAI est fort et la surface de sol est entièrement recouverte de feuillage. C'est alors le m$^2$ qui produit et non plus la somme de la surface des feuilles. **b** : croissance d'une plante individuelle sous deux densités (32, 64 plantes/m$^2$). Une plante à la densité 64 plt/m$^2$ (□) pèse autant au début de croissance que celle à la densité 32 plt/m$^2$ (triangles), car les plantes ne se gênent pas. Après 100 jours, elle pèse environ deux fois moins. Elle produit deux fois moins de biomasse car les plantes sont en contact.

## Effet de la répartition de la biomasse sur la croissance

Ep Heuvelink a procédé pendant la croissance de la tomate à des suppressions contrôlées de fruits dans les bouquets pour observer l'effet sur la production totale du peuplement (figure 5.5). Dans toutes ces expérimentations, on avait un LAI supérieur à 3. On constate que si l'indice de récolte dépend du nombre de fruits par bouquet, la production totale de biomasse/m$^2$ est invariante car c'est l'indice foliaire qui contrôle la production totale (formule (1)) et non la répartition de la biomasse.

Ce phénomène se retrouve dans la production des concombres et des poivrons. De nombreux avortements de fruits font varier fortement au cours du temps l'indice de récolte. Mais le LAI étant fort ($LAI > 3$), la production de biomasse est constante car saturée. Les biomasses des compartiments varient de manière complémentaire, sous la contrainte que leur somme (la biomasse totale de la plante) soit constante.

Notons que si on supprime des fruits chez certaines plantes, il peut y avoir des réactions physiologiques particulières. Si on supprime l'épi d'un maïs, la plante meurt car la durée d'expansion courte de ses autres organes ne permet pas de stocker l'excès de sucres. La plante meurt empoisonnée (communication personnelle de Yan Guo, CAU). En revanche, chez le tournesol dont la durée d'expansion des organes est longue, si on supprime le capitule terminal, les dernières feuilles normalement petites deviennent très grosses ainsi que la tige, celle-ci éclate sous la pression de l'offre sur la demande.

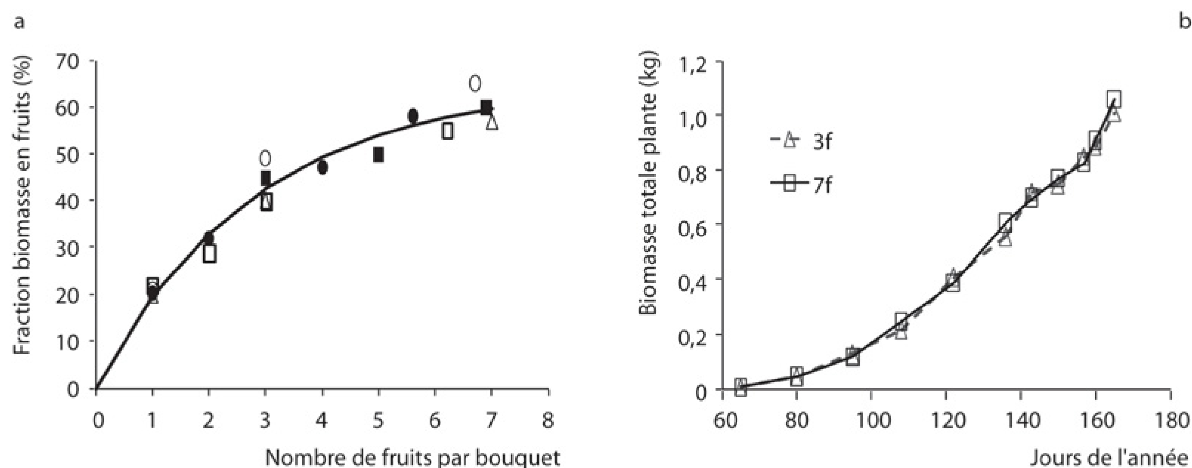



**Figure 5.5.** Répartition de la biomasse sur la croissance. Source : Heuvelink, université de Wageningen.

**a** : indice de récolte (poids des fruits et poids de la plante) en fonction du nombre de fruits par bouquet. Au début, cet indice croît linéairement pour plafonner à 60 % du poids de la plante. **b** : poids total des plantes en fonction du nombre de fruits par bouquet. On constate que ce nombre n'a pas d'influence. Cela est dû au fait que l'indice foliaire est élevé dans le peuplement (*LAI* > 3) pour toutes ces expérimentations et que la production ne dépend que du LAI .

## Effet de la densité sur la répartition de la biomasse

Chez la tomate, comme chez d'autres plantes cultivées (le maïs par exemple, Ma *et al.*, 2008, chapitre 13), la densité a peu d'influence sur la répartition de la biomasse dans les différents compartiments d'organes et donc sur l'indice de récolte (figure 5.6). Son effet porte sur le poids total de la plante.

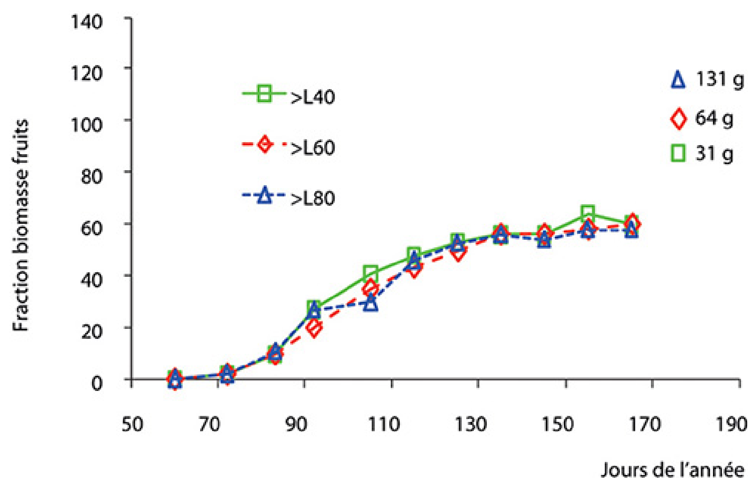



**Figure 5.6.** Évolution de l'indice de récolte pendant la croissance de la tomate en fonction de la densité.

L'indice de récolte est clairement indépendant, puisque les trois profils correspondant à trois densités sont similaires. Écartement entre les rangs : 40 cm (□), 60 cm (◊), 80 cm (triangles). En revanche, le poids de la plante individuelle reste dépendant de la densité (respectivement : 131, 64, 3 g). Source : Heuvelink, université de Wageningen.

## Effet de la position des organes dans l'architecture sur la croissance

Pour prouver l'efficience de la notion de pool commun, une expérience de taille a porté sur la localisation des bouquets sur des plants de tomate cultivés sur deux tiges semblables. Dans un premier

lot, on laisse un bouquet sur deux. Pour le deuxième lot, on laisse tous les bouquets sur la première tige et on retire tous ceux de la seconde. Les deux lots ont le même nombre de phytomères et d'organes. Ils doivent avoir, si le pool commun est vérifié, la même croissance, donc le même poids par compartiment (ce qui est observé ; figure 5.7).

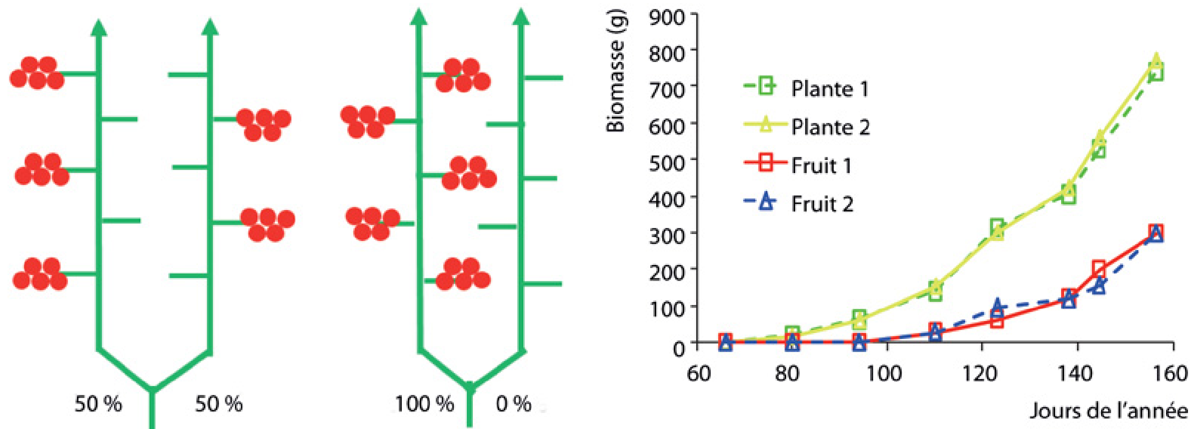



**Figure 5.7.** Expérience de taille sur la tomate cultivée sur 2 tiges pour deux lots avec le même nombre de bouquets mais placés différemment.

**a** : dans le premier lot, on supprime un bouquet sur deux. Dans le deuxième lot, on laisse tous les bouquets de la première tige et on retire tous ceux de la seconde. **b** : les deux lots ont la même croissance pour la plante entière et le même indice de récolte de fruits ce qui valide l'hypothèse du pool commun. Source : Heuvelink, université de Wageningen.

## Fonctionnement du modèle Tomsim

Le modèle de culture Tomsim (Heuvelink, 1999) prend en compte toutes les observations issues des expérimentations précédentes. Il fonctionne sur un pas de temps journalier.

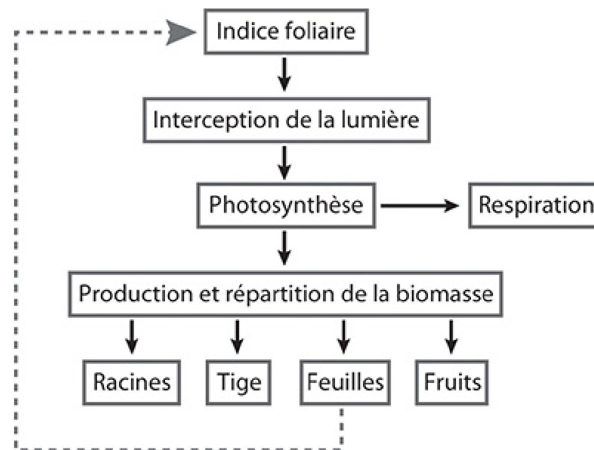



**Figure 5.8.** Organigramme de la croissance du peuplement végétal au $m^2$ fonctionnant par pas de temps journalier.

La biomasse qui va au compartiment feuille assure une boucle de rétroaction pour réalimenter la croissance. Source : Heuvelink, université de Wageningen.

Une fois ces règles définies et les paramètres du système calibrés, le programme Tomsim fait croître le peuplement végétal selon l'organigramme en figure 5.8. L'aspect respiration est pris en compte ici, mais plus fréquemment, on ne considère que la photosynthèse nette :

– la surface foliaire est calculée à partir de la biomasse des feuilles divisée par l'épaisseur (poids spécifique des feuilles). On en déduit l'indice foliaire LAI (surface des feuilles par $m^2$) ;
– la production de biomasse dépend de l'indice foliaire LAI , de l'intensité de la lumière (PAR) et de la température ;
– la biomasse produite peut être considérée comme formant un pool commun dans lequel les organes puisent pour leur expansion selon leur force de puits.

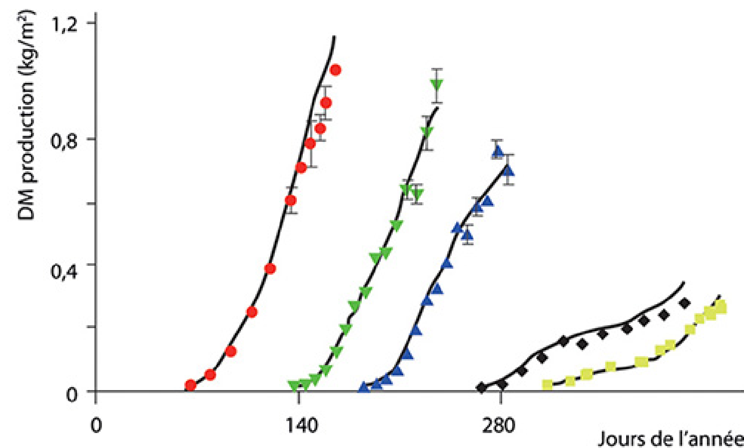



**Figure 5.9.** Prédiction par le modèle Tomsim de la biomasse sèche produite par $m^2$ par un carré de tomate, à différentes périodes de l'année (lignes : modèle, marqueurs : mesures).

La croissance hivernale est fortement ralentie par un déficit de lumière. Source : Heuvelink, université de Wageningen.

La répartition de la biomasse dans les compartiments d'organes est indépendante de la production. En particulier elle ne dépend pas de la densité. Elle est fractionnée de façon le plus souvent stable selon des forces de puits mesurées directement à partir des accroissements journaliers en poids des compartiments végétatifs (feuilles, tige, racines) et des organes fruits. Le compartiment feuille assure la rétroaction avec la croissance.

Le programme Tomsim, qui utilise les règles validées par les expérimentations ci-dessus, donne une bonne prédiction de la production de la culture en fonction de la période de l'année pour tous les compartiments d'organes (fruits, feuilles, tige, racines) (figure 5.9). Dans des conditions de serres le facteur limitant est la lumière, ce qui fait que la période hivernale produit trois fois moins que la période estivale.

## Bilan des modèles de culture

Basés sur des concepts simples de production de biomasse en fonction des facteurs écophysiologies et de sa répartition dans les compartiments végétaux, les modèles de cultures ont montré un bon pouvoir de prédiction de récolte (chapitre 13).

En condition de culture en serre, l'eau et la température ne sont pas normalement des facteurs limitants, car ils sont contrôlés. Le principal facteur limitant est la lumière (le PAR) qui varie fortement au cours des saisons et qui de plus n'est transmise qu'à 70 % à cause de la serre. Le paramètre de proportionnalité entre la biomasse fabriquée et la lumière interceptée est appelé efficience de la lumière (la LUE, *light use efficiency*). La LUE dépend de la teneur en $CO_2$ dans la serre et plus faiblement du PAR. Il convient à chaque pas de temps de simulation d'intégrer les modifications des facteurs environnementaux, pour un meilleur suivi de croissance.

En condition de culture en champ, les principaux facteurs limitants sont la température et l'eau, la lumière étant suffisante pendant la période de culture. L'usage du temps thermique pallie à la variation de la température et permet de linéariser le développement de la culture en fonction des sommes de températures journalières. On constate empiriquement que la biomasse fabriquée par $m^2$ est proportionnelle à l'eau transpirée par le couvert. Le coefficient de proportionnalité constaté entre la biomasse fabriquée et l'eau transpirée est appelé efficience de l'eau (la WUE, *water use efficiency*). La WUE se révèle stable en général. La formule (1) reste valable pour calculer la production par $m^2$ car la transpiration dépend également du LAI, selon la même formulation que la loi de Beer-Lambert. Simplement le paramètre $C$ n'est plus la LUE, mais la WUE. Celle-ci dépend fortement du type de plantes. À titre d'exemple, pour le maïs, 250 litres d'eau transpirée par $m^2$ donnent 1 kg de matière sèche. En cas de stress hydrique, il faut développer un module hydrique qui calcule l'eau transpirée en fonction de l'humidité du sol et qui s'intègre dans la formule (1). Le programme Pilote (Mailhol *et al.*, 1996) prévoit ainsi la production de différentes cultures en fonction des conditions climatiques avec les dates de précipitations.

Du fait de leur fonctionnement au niveau du peuplement et des compartiments d'organes, les modèles de culture trouvent des limitations :

– difficultés pour modéliser l'action des stress (hydrique,…) qui conduisent à des avortements d'organes (méristèmes, feuilles, fruits) ;
– absence d'informations sur le nombre et le calibre des organes produits par cohortes au cours du développement. Or le calibre peut avoir une importance économique ;
– pas de prise en compte des aspects stochastiques dans le développement ;
– pas de prise en compte de la croissance secondaire ;
– absence de visualisation de la culture simulée, ce qui est gênant pour les plantes ornementales.

## ⏵⏵ GreenLab, un exemple de modèle structure-fonction proche des modèles de culture

Le modèle GreenLab vise à modéliser la croissance des plantes, à l'échelle du phytomère, tout en restant entièrement compatible avec les modèles de culture. Dans ces derniers, les organes sont rassemblés en compartiments et l'information contenue dans les cohortes est alors perdue. La somme des cohortes d'organes de même type redonne évidemment les compartiments homologues. Cela revient simplement à changer d'échelle d'observation. Dans le modèle GreenLab, le développement végétal se construit à partir du fonctionnement des méristèmes. La notion de structure potentielle permet de calculer le nombre de types d'organes par cohorte, même dans le cas stochastique (chapitre 4).

Il s'agit de passer du fonctionnement basé sur le compartiment d'organes au fonctionnement basé sur l'organe individuel, en conservant les connaissances acquises sur les premiers. Dans les lignes suivantes, on suppose que les conditions climatiques sont stables et non stressantes afin de pouvoir étudier le comportement du modèle dans de bonnes conditions.

## ⏵⏵ Demande de la plante, fonction du développement

La demande de la plante pour un âge chronologique $t$ correspond à la somme des puits en activité de la structure en croissance. Il s'agit donc de multiplier les nombres d'organes calculés par l'automate botanique dans les cohortes définies selon leurs types, leurs âges physiologiques et chronologiques, par les valeurs de leurs fonctions puits et de les sommer.

## Schéma du fonctionnement des organes au cours de leur mise en place dans la plante

Les organes sont créés par les méristèmes et subissent ensuite une expansion sous l'action de leurs forces de puits qui leur permet de capter la biomasse dans le pool commun. La durée de cette expansion est notée $t_x$ et se mesure en cycles de croissance (ou de développement). À sa maturité (c'est-à-dire au bout de $t_x$ cycles), l'organe cesse d'être en compétition avec les autres et disparaît de la demande de la plante.

## Définition et forme des fonctions puits

Les organes peuvent grossir sur plusieurs cycles d'expansion. On modélise le puits d'un organe de type *o* d'âge physiologique $\varphi$ et de durée d'expansion $T_o$, en fonction de son cycle d'expansion *x* par la fonction :

$P_o^{\varphi}(x) = p_o \cdot F_o\left(\frac{x}{T_o}\right)$ (2)

Le paramètre $p_o$ est la force du puits de l'organe, *o* caractérise son type ($o = a$ pour la feuille, $o = e$ pour l'entrenœud, $o = f$ pour le fruit). $F_o\left(\frac{x}{T_o}\right)$ est la fonction de variation du puits liée à sa maturation. Cette fonction est normalisée sur son mode, $\max(F_o) = 1$.

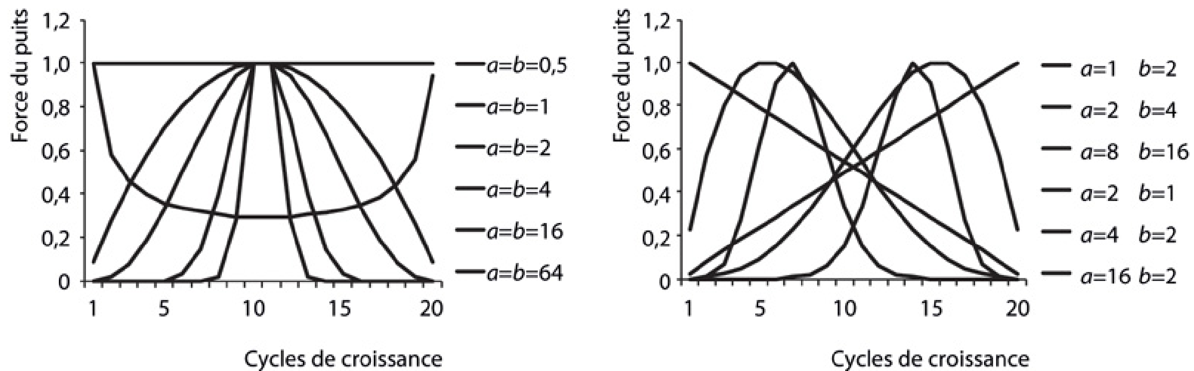



**Figure 5.10.** Formes des fonctions puits

**a** : loi bêta discrétisée, normalisée sur son mode, sur un intervalle $t_x$ de 20 cycles. On impose ici $a = b$, ce qui donne une forme symétrique. Les valeurs données pour *a* et *b* sont : 0,5, 1, 2, 4, 64. Pour $a < 1$, la fonction a une forme en U. Pour $a = 1$, la fonction est constante. Pour $a > 1$ la fonction a une forme symétrique en cloche centrée en $m = 10$ ($m = 20a / (a + b)$). Plus *a* et *b* augmentent moins la courbe est étalée. **b** : les couples de paramètres *a* et *b* de la loi bêta valent : (1, 2) ; (2, 4) ; (8, 16) et on crée leurs symétriques. Les formes en cloche deviennent asymétriques et plus $a + b$ est grand, moins la courbe est étalée.

On définit au préalable une fonction empirique dont la forme, contrôlée par les paramètres à estimer, est suffisamment souple pour s'adapter aux évolutions numériques des valeurs des puits au cours de la maturation des organes. On choisit dans GreenLab la forme d'une loi bêta (figure 5.10) qui est très commode par sa plasticité et qui donne de bons résultats sur les plantes cultivées. Elle est définie par deux paramètres *a* et *b* sur l'intervalle [0,1] :

$$\beta(x) = \frac{(a+b-1)! \cdot x^{a-1} \cdot (1-x)^{b-1}}{(a-1)! \cdot (b-1)!} \quad 0 < x < 1$$

Cette loi a les caractéristiques suivantes pour la moyenne et la variance :

La moyenne vaut : $m = \frac{a}{a+b}$, la variance : $v = \frac{a \cdot b}{(a+b)^2 \cdot (1+a+b)}$.

On modifie les notations pour une paramétrisation plus adaptée de cette fonction en la discrétisant. On force le pas de temps de la croissance à celui du développement. Notons $T_o$ le domaine de *x* pour l'âge chronologique de l'organe exprimé en cycles : ($T_o \geq 1$ *et* $0 \leq x \leq T_o$). *C* est calculé pour que le mode de la fonction soit normalisé à la valeur 1.

On définit : $F_o\left(\frac{x}{T_o}\right) = C \cdot \left(\frac{x+0{,}5}{T_o}\right)^{a-1} \cdot \left(1 - \frac{x+0{,}5}{T_o}\right)^{b-1} \cdot \left(\frac{1}{T_o}\right)$.

Cette fonction unimodale peut avoir des formes variées, plus ou moins asymétriques et étalées. Dans la suite, pour l'organe *o*, on notera $B_{o1}$ le paramètre *a* et $B_{o2}$ le paramètre *b* (avec *o* = *a* pour les feuilles, *e* pour les entrenœuds, *f* pour les fruits…).

Si la force du puits dépend de l'âge physiologique, la fonction de variation du puits est supposée indépendante de l'âge physiologique pour un organe donné et ne dépend que de son type *o* (feuille, entrenœuds, fruits, etc.).

Même s'il est possible de déterminer empiriquement la fonction puits d'un organe en suivant sa croissance, par des mesures échelonnées pendant sa maturation, en utilisant les relations d'allométries entre les dimensions et les poids, la méthode reste mal commode et ne s'applique qu'aux fruits (poivron, tomate). En général, les paramètres des fonctions puits sont dits cachés. Avec le modèle GreenLab, il est possible de les estimer directement sans suivi de croissance, par méthode inverse à partir des mesures effectuées sur l'architecture de la plante (chapitre 12). Pratiquement, il faut donc mesurer empiriquement la durée d'expansion $T_o$ et estimer les paramètres *a* et *b* par méthode inverse sur les mesures.

À titre d'exemple, la figure 5.11 montre les accroissements en poids d'un fruit de tomate, mesurés périodiquement pendant son expansion en utilisant l'allométrie constatée entre le diamètre du fruit et son volume. Les valeurs s'ajustent à une loi bêta. Cette loi est aussi identifiable directement à partir des mesures du poids des organes sur une plante qui n'a pas fait l'objet d'un de suivi de croissance et dont les paramètres sont identifiés par méthode inverse (chapitre 11). On obtient une loi très proche.

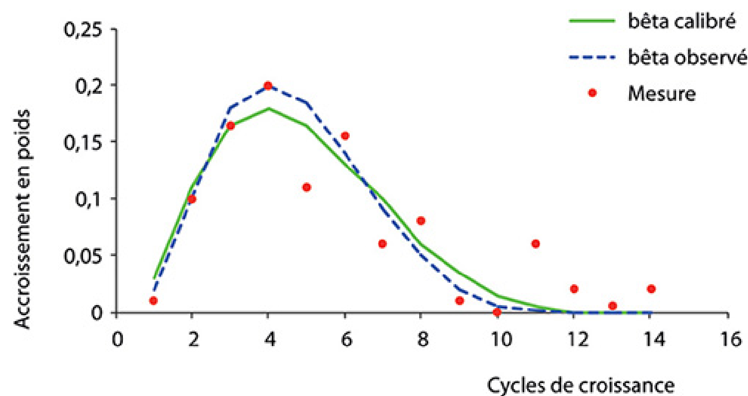



**Figure 5.11.** Accroissements observés en poids d'un fruit de tomate en fonction de son âge mesuré en cycles (points). La courbe s'ajuste à une loi bêta (ligne tiret).

On retrouve quasiment la même loi par méthode inverse à partir du poids des fruits récoltés sans suivi de croissance sur les plants de tomates analysés par la méthode des séries organiques (ligne pleine).

## Demande de la plante comme somme des puits des cohortes d'organes

Le nombre de type d'organes par phytomère est donné par l'étude botanique. Ainsi, si on connaît le nombre de phytomères produits par l'automate botanique, on en déduit le nombre de feuilles, d'entrenœuds et de fruits fabriqués à chaque cycle. On désigne par $n_o$ le nombre d'organes de type *o* par phytomère ($o = a$ pour les feuilles, $o = e$ pour les entrenœuds, $o = f$ pour les fruits). Les formules de dénombrement du chapitre 4 donnent l'expression de la matrice $\left[S_t^1\right] = \left[\begin{array}{ccccc} s_{11} & s_{12} & s_{1,\varphi} & \dots & s_{1,mx\varphi}\end{array}\right]_t$ qui contient le nombre de phytomères créés à chaque cycle pour chaque âge physiologique. On en déduit le nombre d'organes $N_o^\varphi(t)$ produits pour un type *o* à l'âge chronologique *t*, pour l'âge physiologique $\varphi$ et qui constitue par définition une cohorte ou ensemble d'éléments homologues apparus en même temps :

$$N_o^\varphi(t) = n_o \cdot s_{1,\varphi} \cdot (t)$$

Cela permet de formuler l'expression de la demande de la plante à l'âge chronologique *t* :

$$D(t) = \sum_{o,\varphi} \left( \sum_{i=1}^{t} N_o^\varphi(t-i+1) \cdot P_o^\varphi(i) \right) \text{ (3)}$$

Les organes de type *o*, d'âge physiologique $\varphi$ et âgés de *i* cycles ont un puits $P_o^\varphi(i)$. Ils sont apparus au cycle $t - i + 1$ et sont en nombre $N_o^\varphi(t-i+1)$. L'expression (3) $D(t)$ s'obtient par une convolution rapide à calculer car elle ne dépend que de l'âge de la plante et pas du nombre d'organes.

## ⏩ Équations de la croissance

De même que pour le développement, la croissance peut être formulée par des opérateurs mathématiques.

### Opérateur de la répartition de la biomasse

L'expansion en poids d'un organe de type *o*, d'âge physiologique $\varphi$ et âgé de *i* cycles de développement dans une plante d'âge chronologique *t* (donc au cycle *t*) s'écrit :

$$\Delta q_o^\varphi(i,t) = P_o^\varphi(i) \cdot \frac{Q(t-1)}{D(t)} \cdot \Delta t \text{ (4)}$$

($\Delta t = 1$ : c'est le cycle de croissance confondu ici avec le cycle de développement)

Elle dépend du puits $P_o^\varphi(i)$, de la biomasse $Q(t-1)$ synthétisée au cycle $t - 1$ qui se répartit dans la structure dont la demande est $D(t)$. Notons que les puits dans ce système ne peuvent être définis qu'à une constante multiplicative près car ils figurent au numérateur et au dénominateur de l'expression (4). Il faut donc choisir un organe de référence. Seules les feuilles sont toujours présentes, alors que chez les herbacées, les entrenœuds ne sont pas mesurables au stade rosette. Pour cette raison on normalise le mode du puits des feuilles de l'âge physiologique 1 à la valeur 1. Si le pétiole est pris en compte alors c'est le puits du limbe des feuilles qui est normalisé.

La biomasse accumulée dans l'organe âgé de *i* cycles de développements (CD) dans une plante âgée de *t* CD est la somme des expansions, ce qui peut s'écrire :

$$q_o^\varphi(i,t) = \sum_{j=i}^{t} P_o^\varphi(i-j+1) \cdot \frac{Q(j-1)}{D(j)} \text{ (5)}$$

L'organe de poids $q_o^\varphi(i,t)$ apparu à l'âge $t - i + 1$ est représenté $N_o^\varphi(t-i+1)$ fois sous forme de cohorte dans la structure.

L'équation (5) se met sous forme matricielle. On définit un opérateur de croissance qui relie la biomasse des organes à la biomasse synthétisée et à la demande de la plante par l'intermédiaire des fonctions puits.

Il y a autant d'opérateurs que de types d'organes *o*, multipliés par le nombre maximum d'âges physiologiques (noté *mxφ*), ce qui donne en général un maximum de 12 opérateurs (= 3 × 4). La dimension matricielle de l'opérateur croît en même temps que le nombre de cycles de développement *t*.

$$\begin{bmatrix} q_o^{\varphi}(1,t) \\ q_o^{\varphi}(2,t) \\ \vdots \\ q_o^{\varphi}(t,t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_o^{\varphi}(1) & P_o^{\varphi}(2) & \cdots & P_o^{\varphi}(t) \\ 0 & P_o^{\varphi}(1) & \cdots & P_o^{\varphi}(t-1) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_o^{\varphi}(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{Q(0)}{D(1)} \\ \frac{Q(1)}{D(2)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1)}{D(t)} \end{bmatrix} \quad (6)$$

Ce système décrit l'expansion individuelle des organes triés selon leur âge chronologique d'apparition en fonction de leur type *o* et de leur âge physiologique *φ* et de l'évolution de l'offre sur la demande. Chaque organe est un représentant de la cohorte qui l'a vu naitre. La suite chronologique des biomasses des organes (partie gauche de l'opérateur (6)) est en fait également la description d'une série d'organes homologues le long d'un axe végétatif pour leurs poids.

On obtient ainsi à l'âge chronologique *t* le profil des axes végétatifs en biomasse pour tous les organes classés en fonction du rang de leurs phytomères. La somme des poids des organes *o*, en nombre *no* par phytomère sur l'axe d'âge physiologique p et d'âge chronologique t, donne le poids du compartiment axe végétatif $sq_o^{\varphi}(t)$ :

$$sq_o^{\varphi}(t) = \sum\nolimits_{k=1}^{t} n_o \cdot q_o^{\varphi}(k,t)$$

$$sq_o^{\varphi}(t) = \sum\nolimits_{k=1}^{t} n_o \cdot q_o^{\varphi}(k,t)$$

La série $q_o^{\varphi}(1,t)$, ..., $q_o^{\varphi}(t,t)$ est appelée série organique (Buis *et al.*, 1984). Elle décrit le profil de l'axe végétatif pour la biomasse de l'organe *o* positionné selon le rang de son phytomère.

Le nombre d'organes associés et correspondant au rang *k* d'une série organique est variable : il dépend du nombre de phytomères produits dans la cohorte à l'âge *k* par l'automate botanique. Comme on connaît le nombre d'organes $N_o(t-k+1)$ associés à un rang *k*, on peut connaître aussi la biomasse accumulée totale $SQ_o^{\varphi}(t)$ dans le compartiment constitué par ces organes d'âge physiologique *φ* :

$$SQ_o^{\varphi}(t) = \sum\nolimits_{k=1}^{t} N_o^{\varphi}(t-k+1) \cdot q_o^{\varphi}(k,t) \quad (7)$$

La somme de tous les $SQ_o^{\varphi}(t)$ pour tous les organes *o* et les âges physiologiques *φ* donne *in fine* la biomasse totale de la plante.

La plante peut donc être décomposée en un petit nombre de catégories d'axes, eux-mêmes décomposés en séries organiques, dont la description rassemble toute l'information nécessaire contenue dans le développement et la croissance. Ce système permet de définir des cibles très efficaces pour la calibration du modèle sources-puits à partir des données expérimentales (chapitres 11, 12, 13, 14).

## Considérations sur les séries organiques

On doit à Buis et Barthou (1983), la définition et l'étude mathématique de l'évolution d'une série organique définie comme :

« l’ensemble des organes de même nature morphologique générés par un même méristème primaire pendant le développement d’un axe végétatif et sur lequel on considère un même caractère morphogénétique ».

Par exemple, le poids ou la surface d’une feuille, la longueur d’entrenœud etc…. La dimension de chaque organe dépend à la fois de son rang dans la série, de l’âge chronologique de l’axe et de sa date de création. Le système génère une famille de courbes qui donne le profil de la série organique en fonction de l’âge de l’axe végétatif. Ainsi, les mêmes types d’organes d’une même série ont des dimensions et parfois des formes différentes en fonction de leur rang, ce phénomène étant qualifié d’hétéroblastie. Par exemple, les feuilles de la tige d’un cotonnier sont à la base unilobées, puis trilobées et enfin pentalobées quand on progresse le long de la tige.

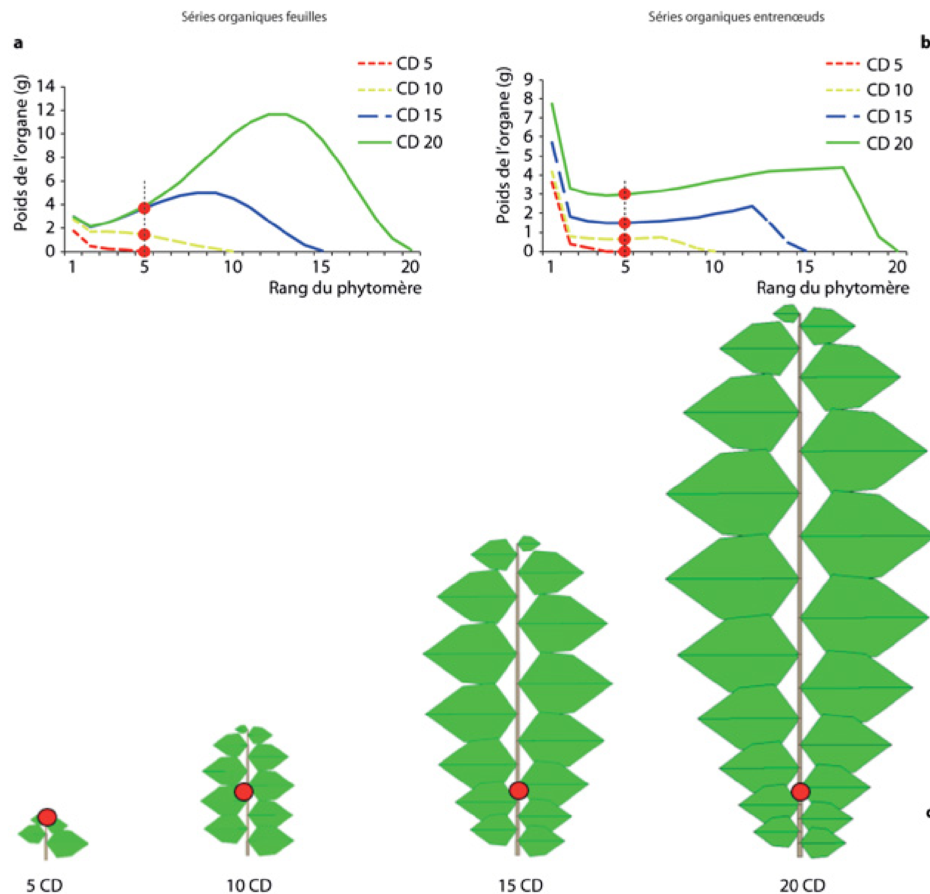



**Figure 5.12.** Description de l’évolution des séries organiques des feuilles et des entrenœuds.

Cette évolution est double. On a d’une part, le développement de la série qui augmente d’un phytomère à chaque cycle et d’autre part, la croissance individuelle des organes selon leur rang. Le point rouge désigne le rang 5 du phytomère sur l’axe dont on examine particulièrement le comportement. Sur ce rang, l’expansion de la feuille **a** est terminée à 15 CD, mais celle des entrenœuds **b** continue à cause de la croissance secondaire. **c** : croissance et structure de la plante pour les âges 5, 10, 15, 20 cycles de développement correspondant aux séries affichées avec le repérage du phytomère 5.

Cependant, l’étude de Buis est descriptive et basée sur des allométries entre les dimensions des organes qui augmentent selon une cinétique basée sur le temps thermique et non sur des relations sources-puits. Néanmoins, le temps thermique se révèle souvent suffisant pour suivre pas à pas le développement de l’axe et l’expansion des séries organiques engendrées, comme chez le maïs (longueur des feuilles, gaines, entrenœuds) (Fournier, 1998).

Le modèle GreenLab généralise la notion de série organique qui n’est plus nécessairement liée à la notion d’axe. On peut étendre la notion de série organique « topologique » dépendant de la position des

phytomères sur un axe, à la notion de série organique « chronologique », liée à la succession des phytomères de même nature et produits dans les cohortes successives. La série organique est « orthogonale » à la notion de cohorte par rapport au temps. Les organes peuvent être triés selon un pas de temps (cycle de développement) qui remplace alors la notion de rang dans l'axe. Le rang du phytomère entre en correspondance avec l'âge de la cohorte et le nombre de représentants du même organe varie d'une cohorte à l'autre.

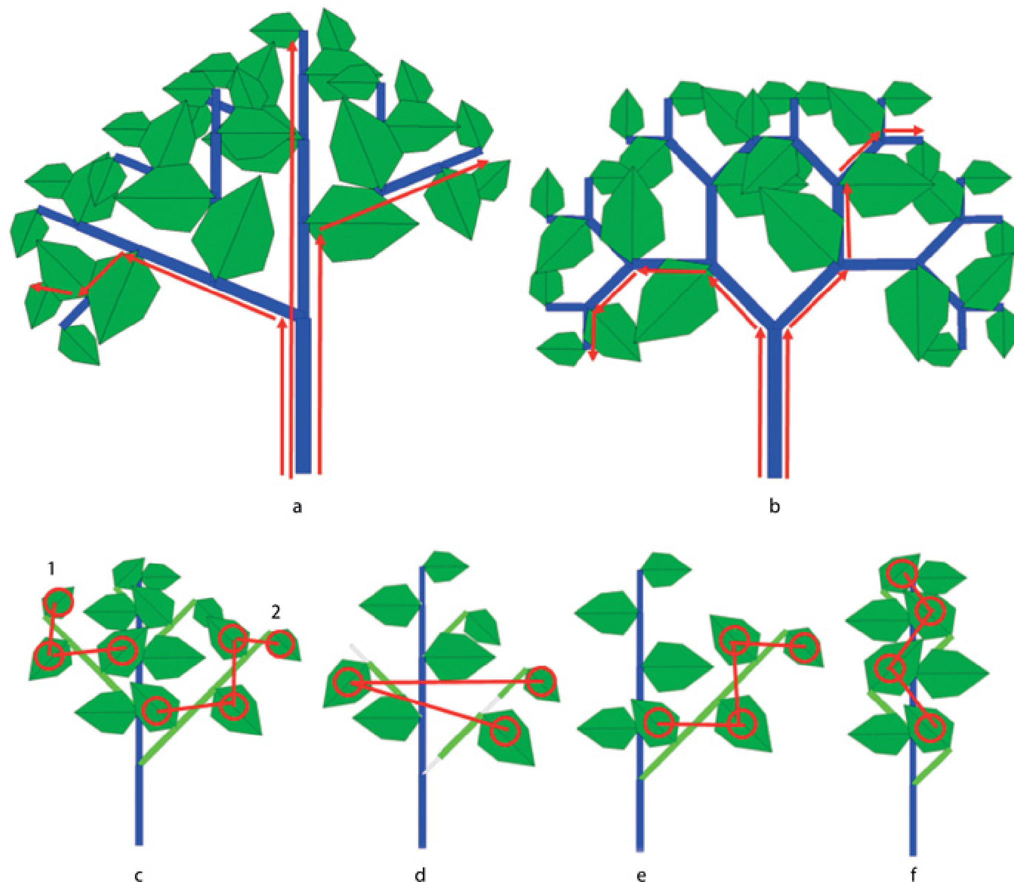



**Figure 5.13.** Visualisation des séries organiques, selon le modèle GreenLab, dans l'architecture des plantes.

**a** : dans une structure monopodiale réitérée, c'est la même série organique chronologique qui se déroule en mode ontogénique sur les axes à partir de la base de la structure, jusqu'aux extrémités le long des embranchements. **b** : dans une structure sympodiale réitérée, c'est la même série organique chronologique qui se déroule en mode ontogénique sur les axes à partir de la base de la structure, jusqu'aux extrémités le long des embranchements. **c** : dans une structure ramifié avec deux âges physiologiques les branches déroulent une même série organique topologique plus ou moins tronquée à partir du sommet, les éléments d'un même rang appartiennent à une même cohorte. Les séries 1 et 2 sont les mêmes. **d** : dans une structure ramifié avec deux âges physiologiques et un rapport de rythme, les pauses brisent les séries organiques topologiques mais pas les séries organiques chronologiques qui se complètent d'une branche a l'autre (ici $w = 0,5$). **e-f** : sur la structure **e,** on taille les branches à leur apparition sauf la première. La structure **f** à ses branches taillées après le premier phytomère. Mis bout à bout, ces phytomères constituent une structure chronologique identique à la structure topologique de la structure **e**.

On peut voir (figure 5.12) la même plante à quatre stades de croissance différents et l'évolution et l'expansion des séries organiques qui en résultent. Dans la figure 5.13, en partant du sommet des axes, la même série organique se retrouve à l'identique partout dans une structure végétale organisée selon le principe de l'âge physiologique. En effet, un même rang de phytomère à partir de l'apex des axes de même âge physiologique est caractéristique d'une même cohorte. Ces séries sont plus ou moins

tronquées selon l'âge d'apparition des axes dans la structure. On définit aussi bien des séries organiques chronologiques dans des structures monopodiales ou sympodiales (figure 5.13).

Les séries organiques contiennent tout l'historique des relations sources-puits dans la croissance de la plante. Le fait qu'elles ne dépendent pas directement du modèle architectural les rend très pratiques pour l'assimilation des données.

## Dynamique de la production végétale d'une plante individuelle

### Équation de production d'une plante individuelle

Considérons l'équation (1) qui concerne la production d'un peuplement. La surface cultivée *Sc* de référence qui est le m$^2$ n'y figure qu'implicitement. On la rend explicite dans l'équation (8). Le LAI est *Sf/Sc* (*Sf* désigne la surface foliaire du couvert) et la production de biomasse est celle du peuplement sur *Sc*.

$$Q = C \cdot PAR \cdot Sc \cdot \left(1 - \exp\left(-k\frac{Sf}{Sc}\right)\right) \cdot \Delta t \quad (8)$$

Pour lier la croissance au développement il faut recourir au cycle de développement (CD) avec par définition Δ*t* = 1 (chapitres 1 et 2 et 4). Au CD *t*, le couvert a reçu une énergie lumineuse *PAR*(*t*) et la surface foliaire du couvert mesurait *Sf*(*t*) m$^2$. *L*'équation (8) s'écrit donc :

$$Q\left(t\right) = C \cdot PAR\left(t\right) \cdot Sc \cdot \left(1 - \exp\left(-k \cdot \frac{Sf(t)}{Sc}\right)\right)$$

On pose *E*(*t*) = *PAR*(*t*) pour caractériser le facteur de croissance (lumière ou eau transpirée selon le cas) et *r* = 1/*C*.

Cette équation peut être adaptée à une plante individuelle. En effet, la surface foliaire d'une plante peut être mesurée ainsi que le poids de la plante pour chaque CD par prélèvements dans la population. Au cycle *t* on peut donc connaître l'accroissement en biomasse *Q*(*t*) de la plante produit par la surface foliaire de valeur observée *Sf*(*t*). D'autre part, le coefficient *C* de conversion lumière-biomasse est supposé connu de même que le PAR. En revanche, *Sc* qui est la surface au sol du peuplement, n'est pas définie à priori pour une plante individuelle. Soit *Sp*(*t*) cette valeur inconnue affectée à la plante individuelle au cycle *t*. On peut l'estimer par la résolution de l'équation (9) (c'est-à-dire en supposant les évolutions de *Q*(*t*) et de *Sf*(*t*) connues et en cherchant les valeurs de *Sp*(*t*) qui donnent l'égalité à chaque cycle) car *E*(*t*) est commun à la plante individuelle et au peuplement et on garde la signification de la LUE ou la WUE.

$$Q\left(t\right) = \frac{E(t) \cdot Sp(t)}{r} \cdot \left(1 - \exp\left(-k \cdot \frac{Sf(t)}{Sp(t)}\right)\right) \quad (9)$$

*Sp*(*t*) devient la « surface de production » de la plante, définie comme « solution » de l'équation (8) au cycle *t*. C'est la surface efficace de production du feuillage compte tenu du recouvrement des feuilles les unes sur les autres et de son étalement sur le sol. Le rapport $\frac{Sf(t)}{Sp(t)}$ devient une sorte de LAI individuel optimisé, compatible avec la LUE, ce qui nécessite toutefois quelques remarques.

*Sp*(*t*) est d'abord un paramètre de calibration. Alors que la loi de Beer-Lambert peut ne pas être applicable si le feuillage est hétérogène, la surface de production est toujours une solution de l'équation (8). Si la surface d'interception de la lumière par le feuillage est la surface foliaire totale (les feuilles ne se recouvrent pas), *Sp*(*t*) prend une valeur infinie et perd sa signification topographique. Cette situation concerne le stade juvénile de la plante où toutes les feuilles sont éclairées. Elle correspond à un développement limité en série de Taylor de l'équation (9) à l'ordre 1. Les accroissements en biomasse deviennent proportionnels à la surface foliaire. L'équation (9) devient alors :

$Q\left(t\right)=\frac{k\cdot E(t)}{r}\cdot Sf\left(t\right)$

La surface de production de la plante *Sp*(*t*) varie, a priori, à chaque cycle pour reproduire l'évolution de production de biomasse de l'équation (9). Lorsque, du fait d'une forte densité *d,* la compétition entre plantes limite l'expansion de la projection du feuillage au sol à une surface moyenne individuelle *Sd* (*Sd* = *Sc/d*), alors *Sp*(*t*) doit se stabiliser autour de *Sp* ≈ *Sd*. Si le rapport $k\cdot\frac{Sf(t)}{Sp(t)}$ est supérieur à 3, le terme exp $\left(-k\cdot\frac{Sf(t)}{Sp(t)}\right)$ est négligeable et l'équation (8) s'écrit : $Q\left(t\right)=\frac{E(t)}{r}\cdot Sd$.

Au début *Sp*(*t*) (infini) n'intervient pas dans la production et brutalement lorsque les plantes entrent en contact, *Sp*(*t*) prend la valeur fixe *Sd*. Dans ces conditions, *Sd* devient solution de l'équation (9). La surface de production individuelle est la surface d'occupation du sol par la plante, qui équivaut à la surface projetée du feuillage et on peut écrire : *Sp* ≈ *Sd*.

L'équivalence *Sp* ≈ *Sd* dans le modèle GreenLab a été vérifiée pour diverses grandes cultures (tomates, maïs, betteraves, notamment) et pour diverses densités (chapitres 12 et 13). Le rôle de *Sp* est étudié plus précisément ci-après.

Pour rester dans un cadre mathématique et pour étudier le comportement du modèle GreenLab pendant la croissance, on posera que les paramètres *E*(*t*) et la surface de production *Sp*(*t*) par cycle sont constants. Ils sont notés respectivement *E* et *Sp*. Implicitement, on choisit *E* = 1 et *Sp* est solution de l'équation (9).

### Expression de la surface foliaire en fonction des paramètres du modèle

La durée de fonctionnement en cycles des feuilles est désignée par la variable *ta*. Ici, elle désigne aussi la durée de leur expansion. Pour calculer la surface foliaire de la plante, il faut additionner les masses des feuilles fonctionnelles présentes et les diviser par leur épaisseur, supposée ici constante. La surface foliaire fonctionnelle *Sf*(*t*) peut être calculée par l'équation (10), où l'indice *φ* désigne l'âge physiologique (allant de 1 à *mxφ*) et *ε* l'épaisseur de la feuille. Au sein d'une cohorte de feuilles apparue à l'âge chronologique *i*, le nombre de feuilles est noté $N_a^{\varphi}\left(i\right)$ et leur biomasse individuelle $q_a^{\varphi}\left(i,t\right)$. Deux cas doivent être distingués pour le calcul de la surface suivant que l'âge de la plante *t* en CD dépasse la durée de vie des feuilles $t_a$ ou non. En effet, le cas $t < t_a$ correspond au début de la croissance de la plante, tant qu'aucune feuille n'est encore morte. Pour $t >= t_a$, en revanche, seules les feuilles apparues il y a moins de $t_a$ cycles, c'est-à-dire dont l'âge chronologique est inférieur à $t - t_a + 1$, sont encore fonctionnelles (cela intervient sur les bornes de l'indice de la deuxième somme dans l'expression ci-dessous).

$$Sf\left(t\right)=\frac{1}{\varepsilon}\cdot\sum_{\varphi=1}^{mx\varphi}\sum_{i=t-t_a+1}^{\max(t,t_a)}N_a^{\varphi}\left(i\right)\cdot q_a^{\varphi}\left(i,t\right) \quad (10)$$

### Équation dynamique de la croissance

En exprimant les surfaces des feuilles fonction des rapports Q/D précédents, on aboutit à l'équation de récurrence générique (11) qui caractérise l'accroissement *Q*(*t*) en biomasse au cycle *t* d'une plante computationnelle selon le modèle GreenLab :

$$Q\left(t\right)=\frac{E\cdot Sp}{r}\cdot\left(1-\exp\left(-\frac{k}{\varepsilon\cdot Sp}\cdot\sum_{i=t-t_a+1}^{\max(t,t_a)}\sum_{\varphi=1}^{mx\varphi}N_a^{\varphi}\left(i\right)\cdot\sum_{j=i}^{t}\frac{p_a^{\varphi}\left(j-i+1\right)\cdot Q\left(j-1\right)}{D\left(j\right)}\right)\right)$$

(11)

Dans la pratique, c'est le poids de la plante et des compartiments qui sont mesurables. Ils résultent de la somme des accroissements par cycles en biomasse.

## Fonctionnement de la récurrence pendant la croissance

Soit une plante simplifiée avec un seul âge physiologique, sans croissance secondaire ni système racinaire et sans fruit. Le nombre de feuilles par phytomère vaut 1. Le temps de fonctionnement des feuilles est $t_a$ et le temps d'expansion $t_x$ des organes (feuilles et entrenœuds) également $t_a$. Les fonctions puits des feuilles et des entrenœuds sont respectivement $P_a(t)$ et $P_e(t)$. La biomasse de la graine vaut $Q0 = Q(0)$.

### Production de biomasse et allocation au cours du premier cycle

**Calcul de la demande**

Il y a un seul phytomère issu de la graine. Le nombre de feuilles produit est donc $N_a(1) = 1$ (si monocotylédone) et le nombre d'entrenœud $N_e(1) = 1$. La demande du premier cycle est donc :

$$D(1) = N_a(1) \cdot P_a(1) + N_e(1) \cdot P_e(1)$$

**Biomasse et construction de la feuille**

On peut calculer la quantité de biomasse $q_a(1,1)$ que prélève une feuille du premier cycle, la demande de la plante étant $D(1)$ et le volume de biomasse cédé par la graine est $Q0$. On rappelle que la notation $q_o(i,j)$ désigne la masse au cycle $j$ de l'organe $o$ ($a$ pour les feuilles, $e$ pour les entrenœuds) apparus au cycle $t$ :

$$q_a(1{,}1) = \frac{P_a(1)Q0}{D_1}$$

La surface de la feuille s'écrit : $Sf(1) = \frac{q_a(1{,}1)}{\varepsilon}$Construction de l'entrenœud du premier cycle

La quantité de biomasse provenant de la graine et qui va à l'entrenœud vaut :

$$q_e\,(1{,}1) = \frac{P_e(1)Q0}{D_1}$$

On utilise les relations d'allométrie, définies plus haut, pour obtenir la forme :

D'où la longueur de l'entrenœud :

$$h_{1,1} = \sqrt{b_e} \cdot \left(q_e\,(1{,}1)\right)^{\frac{1+\gamma}{2}}$$

et sa section :

$$s_{1,1} = \sqrt{\frac{1}{b_e}} \cdot \left(q_e\,(1{,}1)\right)^{\frac{1-\gamma}{2}}$$

**Calcul de la photosynthèse**

La surface de la feuille étant établie, on peut calculer la production de biomasse par l'équation :

$$Q\,(1) = \frac{E \cdot Sp}{r} \cdot \left(1 - \exp\left(-k \cdot \frac{Sf(1)}{Sp}\right)\right)$$

### Généralisation par récurrence au cycle t

On suppose que l'équation de récurrence est validée au cycle $t - 1$.

**Calcul de la demande**

Le nombre de feuilles et d'entrenœuds produits au cycle $t$ par l'automate botanique du modèle architectural valent respectivement : $N_a(t)$ *et* $N_e(t)$. L'âge chronologique des organes peut

potentiellement valoir jusqu'à $t$ cycles pour les organes apparus dès le premier cycle : la somme des puits des cohortes doit donc se faire entre 1 et $t$. La formule (3) donne :

$$D\left(t\right)=\left(\sum_{k=1}^{t}\left(N_{a}\left(t-k+1\right)\cdot P_{a}\left(k\right)+N_{e}\left(t-k+1\right)\cdot P_{e}\left(k\right)\right)\right)$$

Les termes de cette somme correspondent à la demande des organes d'âge $k$ (fonctions puits $P_o(k)$) qui sont en nombre $N_o(t-k+1)$ car ils sont apparus au cycle $t-k+1$.

**Construction des feuilles**

On passe du cycle $t-1$ au cycle $t$ en accroissant la dimension de l'opérateur (6) d'une unité ce qui donne le volume des feuilles par cohorte :

$$\begin{bmatrix} q_a\left(1,t\right) \\ q_a\left(2,t\right) \\ \vdots \\ q_a\left(t,t\right) \end{bmatrix}=\begin{bmatrix} P_a\left(1\right) & P_a\left(2\right) & \cdots & P_a\left(t\right) \\ 0 & P_a\left(1\right) & \cdots & P_a\left(t-1\right) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_a\left(1\right) \end{bmatrix}\cdot\begin{bmatrix} \frac{Q(0)}{D(1)} \\ \frac{Q(1)}{D(2)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1)}{D(t)} \end{bmatrix}$$

On reconnaît sur le vecteur de gauche la série organique chronologique des poids des feuilles.

La surface d'une feuille de la cohorte apparue au cycle $i$ s'écrit :

$$Sfa\left(i,t\right)=\frac{1}{\varepsilon}\cdot q_{a}\left(i,t\right)$$

La surface foliaire s'écrit donc :

$$Sf\left(t\right)=\frac{1}{\varepsilon}\cdot\sum_{i=t-t_a+1}^{\max(t,t_a)}N_{a}\left(i\right)\cdot q_{a}\left(i,t\right)$$

**Construction des entrenœuds du cycle *t***

On a le volume des entrenœuds par l'opérateur 6.

$$\begin{bmatrix} q_e\left(1,t\right) \\ q_e\left(2,t\right) \\ \vdots \\ q_e\left(t,t\right) \end{bmatrix}=\begin{bmatrix} P_e\left(1\right) & P_e\left(2\right) & \cdots & P_e\left(t\right) \\ 0 & P_e\left(1\right) & \cdots & P_e\left(t-1\right) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_e\left(1\right) \end{bmatrix}\cdot\begin{bmatrix} \frac{Q(0)}{D(1)} \\ \frac{Q(1)}{D(2)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1)}{D(t)} \end{bmatrix}$$

Les allométries donnent les longueurs et les sections des entrenœuds.

Longueur de l'entrenœud $k$ au cycle $t$ : $h_{k,t}=\sqrt{b_e}\cdot\left(q_e\left(k,t\right)\right)^{\frac{1+\gamma}{2}}$.

Section de l'entrenœud $k$ au cycle $t$ : $s_{k,t}=\sqrt{\frac{1}{b_e}}\cdot\left(q_e\left(k,t\right)\right)^{\frac{1-\gamma}{2}}$.

**Production de biomasse au cycle *t***

Elle est donnée par l'équation (9) :

$$Q\left(t\right)=\frac{E\cdot Sp}{r}\cdot\left(1-\exp\left(-k\cdot\frac{Sf(t)}{Sp}\right)\right)$$

La récurrence fonctionne et la plante croît de cycle en cycle en augmentant la taille de l'opérateur de croissance d'une unité à chaque âge chronologique et en alternant les rétroactions entre le développement de la plante (création d'organes) et la production et la répartition de la matière végétale qui assure leur expansion.

## ⏩ Fonctionnement du modèle GreenLab

Le modèle GreenLab au niveau de la plante individuelle a un fonctionnement semblable au modèle Tomsim au niveau du peuplement. D'après l'équation (9), dans des conditions normales, la biomasse produite à chaque cycle en début de croissance croit de façon exponentielle. Puis, lorsque l'effet de la surface de production *Sp* se fait sentir, la biomasse produite à chaque cycle devient constante. Corrélativement, le poids de la plante qui est la somme des $Q(t)$ s'accroît exponentiellement en début de croissance puis linéairement en fonction du temps ensuite sous l'effet de la limitation due à *Sp* (figure 5.14) tant que la sénescence des feuilles ne diminue pas le LAI. Ceci est bien vérifié sur les plantes cultivées (chapitre 12).

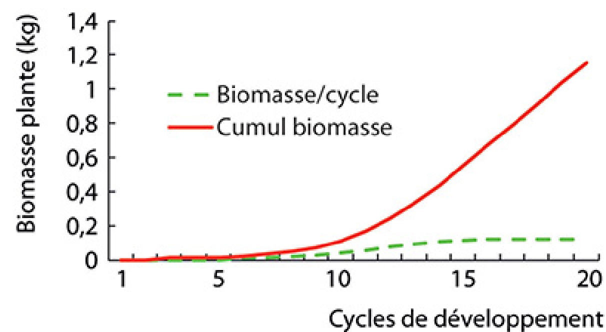



**Figure 5.14.** Production de biomasse par cycle (tiret) et poids cumulé (trait plein) pendant la croissance d'une plante computationnelle selon le modèle GreenLab (équation (9)).

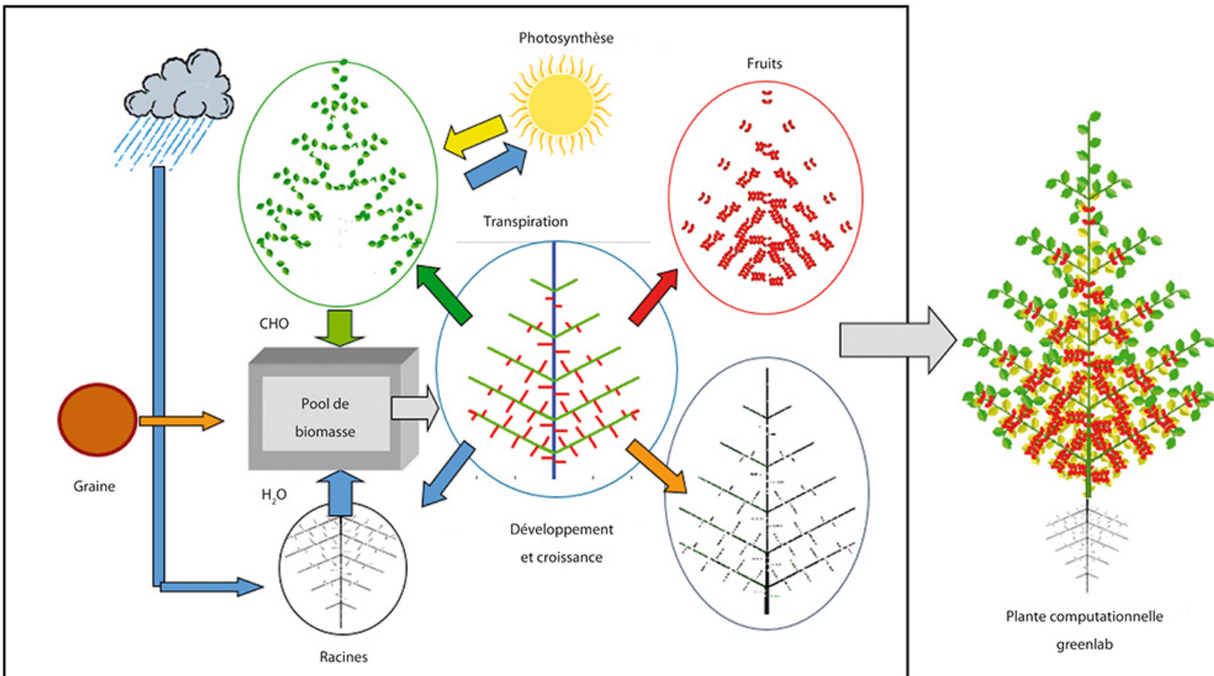



**Figure 5.15.** Organigramme du fonctionnement du modèle GreenLab.

Le fonctionnement du modèle GreenLab est semblable à celui de Tomsim (figure 5.8), mais il se décline à l'échelle de l'organe. On peut considérer un modèle de culture comme une « projection » du modèle GreenLab dont la somme des organes reconstruisent les compartiments. Une fois ceux-ci reconstitués, GreenLab donne les mêmes résultats que Tomsim au niveau des compartiments (indices foliaires, de récolte, etc.). Mais il simule aussi, à partir de la graine, le développement et la croissance de la structure végétale au niveau du phytomère.

## ⏩ Comportement du modèle GreenLab, cas de la croissance libre

Les connaissances en botanique et en écophysiologie ne sont pas suffisantes pour appréhender l'effet des relations sources-puits dans la construction de la plante.

L'étude mathématique du comportement est une étape importante dans la construction du modèle. Elle permet d'établir l'influence des paramètres sur la croissance de la plante. D'autre part, les équations du modèle, qui sont calculables au moins dans les cas simples, permettent de valider le fonctionnement du programme informatique qui simule numériquement la croissance et l'architecture et qui ne contient pas explicitement ces équations.

On appelle croissance libre le cas où la production de biomasse est proportionnelle à la surface foliaire, ce qui se produit au début de la croissance d'une plante lorsque les feuilles ne se recouvrent pas encore (chapitre 6). La surface de production *Sp* (infinie théoriquement) n'intervient pas.

L'équation (11) peut être étudiée sur des cas simplifiés. Nous allons pour cela faire un certain nombre d'hypothèses sur la plante et son mode de croissance. Dans un premier temps, on ne considère que des plantes avec des phytomères simples constitués d'un entrenœud et d'une feuille. Il n'y a pas de système racinaire ni de croissance secondaire. On ne considère également qu'un seul âge physiologique, la demande est proportionnelle au nombre de phytomères, les puits des organes feuilles et entrenœuds ont

une même durée d'expansion $t_x$ et le mode de ramification suit une loi simple. La durée de fonctionnement de la feuille $t_a$ est égale au temps d'expansion $t_x$. Pour simplifier, on suppose ici que tous les organes ont une même fonction puits.

## Étude du comportement du modèle en croissance libre : cas de la croissance continue des arbustes

L'équation (11) simplifiée avec un seul âge physiologique devient par développement limité au premier ordre (si *Sp* >> *Sf*) :

$$Q(t) = \frac{E}{\varepsilon \cdot r} \cdot \sum_{i=t-t_a+1}^{\max(t,t_a)} N_a(i) \cdot \sum_{j=i}^{t} \frac{p_a(j-i+1)\, Q(j-1)}{D(j)} \quad (12)$$

*Sp* s'élimine. La demande du phytomère est la somme des puits des organes qu'il contient. Dans le cas général, le phytomère est un ensemble d'organes constitué d'un entrenœud, d'une ou plusieurs feuilles, et éventuellement de plusieurs fruits. En désignant respectivement le nombre des feuilles, des entrenœuds et des fruits par $n_a$, $n_e$ ($n_e$ = 1) et $n_f$ et par $p_a$ ($p_a$ = 1), $p_e$ et *pf* leurs forces de puits, la force de puits du phytomère $P_p$, s'écrit :

$$P_p = n_a \cdot p_a + p_e + n_f \cdot p_f$$

Il y a $n_a$ feuilles par phytomères ($n_a$ = 1, 2,…) et on désigne par $N_p(i)$ le nombre de phytomères avec des feuilles actives au cycle *i*. Ce qui donne :

$$N_a(i) = n_a \cdot N_p(i)$$

Dans ces conditions, la demande du phytomère $d(i)$ peut s'écrire comme suit puisque les organes ont la même fonction de variations de puits :

$$d(i) = P_p \cdot p_a(i)$$

La fonction $p_a(i)$ représente la variation du puits de la feuille (une loi bêta discrétisée et normalisée sur son mode).

L'équation de la demande s'écrit :

$$D(i) = \sum_{j=1}^{i} N_p(j) \cdot P_p \cdot p_a(j)$$

On pose pour la suite : $A = r \cdot \varepsilon \cdot Pp$

Le coefficient *A* regroupe donc l'action des trois paramètres sur la croissance (*1/r* est l'efficience climatique et $\varepsilon$ l'épaisseur de la feuille.). Le paramètre *E* représente l'énergie fournie à la plante par l'environnement à chaque cycle de développement. Sa valeur ici est supposée constante avec *E* = 1, et *r* est l'inverse de l'efficience climatique qui calibre le modèle.

L'équation (12) se simplifie avec cette notation : les variations de puits s'éliminent, et elle devient :

$$Q(t) = \frac{n_a \cdot E}{A} \cdot \left( \sum_{i=t-t_a+1}^{\max(t,t_a)} Q(i-1) \right) \quad (13)$$

Cette formule de récurrence est commode pour étudier le comportement du modèle. Pour faire simple, on fixe $n_a$ = 1 (une feuille par phytomère). On distingue deux cas :

### Cas où $t < t_a$

Toutes les feuilles sont fonctionnelles puisque l'âge de la plante est inférieur à la durée de leur fonctionnement.

Pour $t_a$ = 1 (le fonctionnement des feuilles et l'expansion ne durent qu'un cycle), on établit que l'équation (13) devient :

$Q\left(t\right)=\left(\frac{E}{A}\right)^{t}\cdot Q0$ (14)

Et pour $t_a > 1$

$Q\left(t\right)=\frac{E}{A}\cdot\left(1+\frac{E}{A}\right)^{t-1}\cdot Q0$ (15)

Ces équations explicitent donc le caractère exponentiel de la croissance observé généralement dans la phase de croissance juvénile d'un végétal tant que l'âge limite du fonctionnement des feuilles n'est pas atteint. De plus le nombre de phytomères n'intervient pas, ce qui veut dire que le développement n'a pas d'influence sur la croissance qui est indépendante du modèle architectural. La somme des poids des phytomères est indépendante du modèle architectural et donc plus il y en a plus ils sont petits (figure 5.16).

Pour $t_a$ = 1, il peut y avoir un équilibre métastable si $E/A = 1$

Mais si $t_a > 1$, la croissance est forcément exponentielle d'après la formule (15).

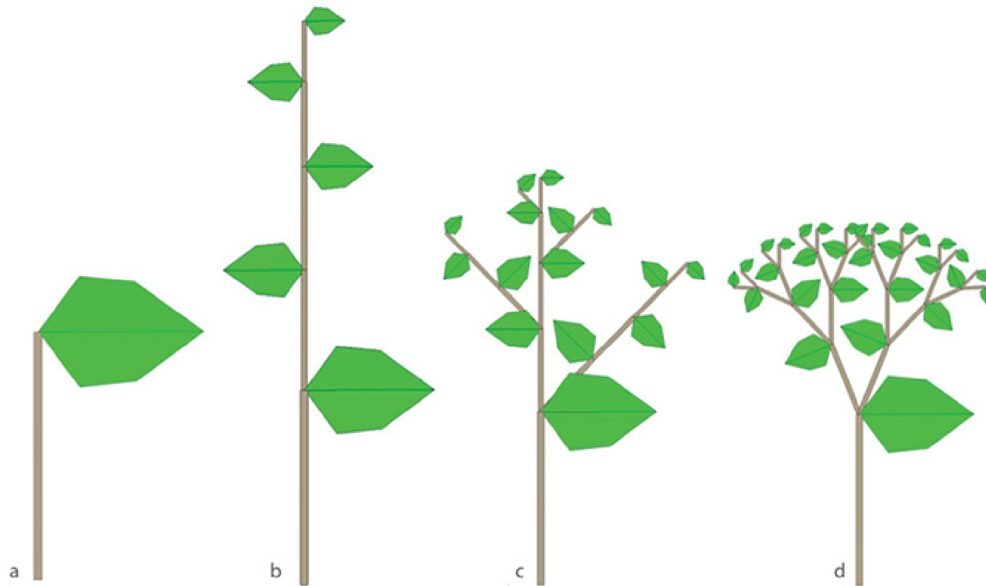



**Figure 5.16.** Croissance de modèles architecturaux dont tous les organes sont en expansion.

La plante **a** n'a qu'un seul phytomère en croissance et donc pas de développement. Les plantes **b**, **c**, **d** suivent les développements respectifs d'une plante monocaule, ramifiée monopodiale et ramifiée sympodiale. Les 4 plantes produisent la même biomasse totale et la même surface foliaire !

Dans la figure 5.16, les organes ont des puits constants égaux à 1, une durée d'expansion de 5 CD ; la durée de fonctionnement des feuilles est de 5 CD. On fixe la valeur du paramètre : $r$ = 30 (on prend $\varepsilon$ = 0,05 ; $P_p$ = 2 et $Q0$ = 1). Cela donne la valeur du coefficient $A$ = 3 (= 30 × 0,05 × 2). Au CD5, la valeur de la biomasse produite par les quatre plantes est donc : $Q\left(5\right)=\frac{1}{3}\times\left(1+\frac{1}{3}\right)^{5-1}\approx\ 1{,}0532.$

La demande de la plante *a* vaut $D(5) = 2$, celle de la plante *b* vaut $D(5) = 2 \times 5$, celle de la plante *c* vaut $D(5) = 2 \times (5 + 10)$ et celle de la plante *d* vaut $D(5) = 2^{5-1}$.

Ces quatre plantes produisent la même biomasse et elles ont la même croissance du point de vue des compartiments végétaux, mais un développement différent et donc des architectures variées.

### Influence de la graine sur la croissance des plantes

On remarque dans la formule (13), l'importance de $Q0$ – en fait $Q(0)$ – la quantité de biomasse fournie par la graine à l'origine de la croissance. La biomasse de la plante est proportionnelle à la biomasse de la graine en début de croissance tant que $t \leq t_a$. Ceci est bien vérifié dans la réalité.

En 1920, le professeur Achille Urbain, directeur du Muséum (1942-1949), dans sa thèse de botanique a procédé à des expériences d'ablation plus ou moins importante d'albumen ou de cotylédons selon la nature de la graine sur diverses espèces. Il a comparé le développement et la croissance des plantes obtenues, par rapport au lot témoin. L'ablation des réserves de la graine diminue considérablement à la fois le développement et la croissance. Les plantes obtenues sont naines car elles produisent moins de phytomères et les organes sont atrophiés (figure 5.17).

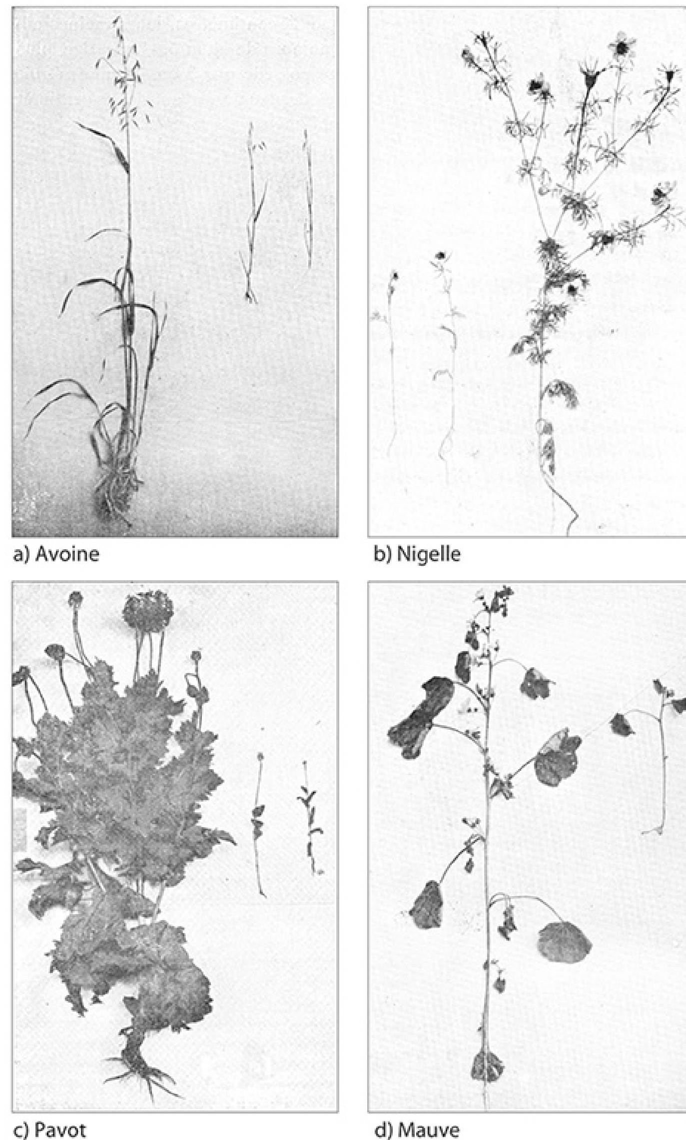
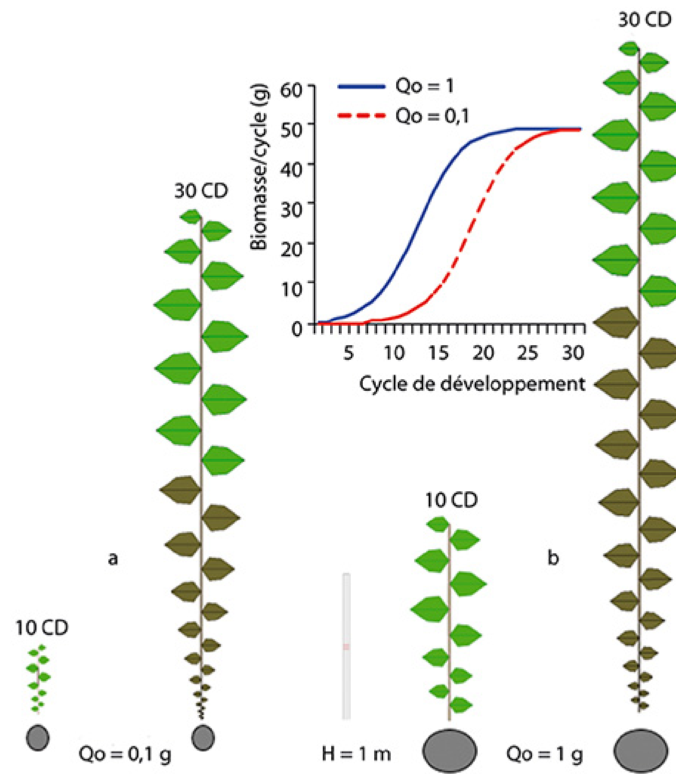


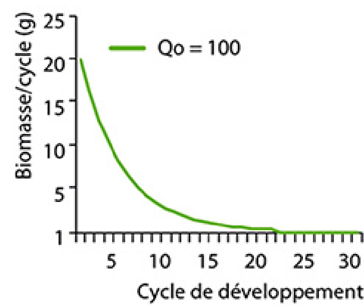

**Figure 5.17.** Effet sur le développement et la croissance des plantes, de la suppression dans la graine d'une grande partie de l'albumen par Achille Urbain (1921).

Cela revient à diminuer drastiquement les réserves pour la germination. On obtient des plantes naines. Sur les photographies de quatre plantes (avoine, nigelle, pavot, mauve). On peut comparer les témoins (à gauche) avec les plantes ex-albuminées (à droite).

Le modèle GreenLab reproduit le même effet si on fait varier $Q_0$. Ainsi dans la figure 5.18, on fait pousser une plante monocaule avec une durée de fonctionnement des feuilles avec les paramètres fonctionnels $t_a$ = 10CD, $t_x$ = 5CD etc., r = 20 et $Sp$ = 1000 cm$^2$. Les puits sont constants et égaux à 1. On choisit deux graines qui se vident dans la plantule entièrement au premier cycle : plante A $Q0$ = 0,1 g et plante B $Q0$ = 1 g. À l'âge 10CD, les feuilles sont encore toutes actives et la croissance est exponentielle. La plante B est environ 10 fois plus grosse que la plante A. Mais au-delà la surface de production $Sp$ va limiter la production et les deux plantes vont finir par avoir la même production de biomasse par cycle. L'influence de la graine s'efface progressivement quand la plante prend de l'âge. Il est possible de vider la graine progressivement, selon une loi exponentielle par exemple. Ainsi, la

plante C pousse sans photosynthèse uniquement avec la graine. La croissance s'amortie progressivement jusqu'à disparaître.



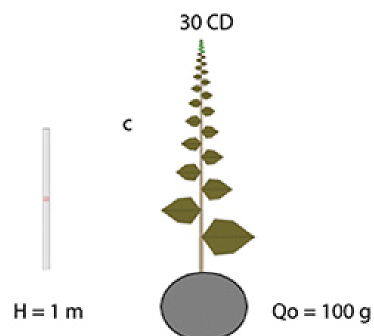



**Figure 5.18.** Simulation de l'effet de la graine sur la croissance dans le modèle GreenLab.

La plante **b** est issue d'une graine dix fois plus grosse que celle de la plante **a**. Au début, la plante **b** produit 10 fois plus de biomasse par cycle. L'influence de la graine disparaît lorsque l'influence de *Sp* devient prédominante. La plante **c** qui ne fait pas de photosynthèse, vide sa graine en faisant pousser la plante. La croissance s'amortie indéfiniment.

### Influence quantitative de la graine sur la croissance du maïs : le paramètre $Q_0$

L'effet quantitatif de la graine sur la croissance du maïs a été précisé par YunTao Ma (2006). À partir d'un lot de 950 graines issues d'une même variété, on constate une forte variabilité du poids de la graine compris entre 0,15 g et 0,35 g (figure 5.19a). Le poids des graines se distribue selon une loi normale ($\mu$ = 0,24 g et $\sigma$ = 0,045 g).

Trois lots de poids sont constitués : les grandes graines 0,32-0,34 g, les moyennes 0,24-0,26 g et les petites 0,1-0,18 g dont on suit la germination. La croissance est suivie sur une durée de 20 jours. À ce stade, les plantules ont développé cinq feuilles. On mesure tous les deux jours l'augmentation de la biomasse des plantules dont le poids croît exponentiellement (figure 5.19b) comme le prévoit le modèle dans le cas de la croissance libre (formule (14)). On ajuste les poids des petites graines $Qp(j)$ et celui des grosses graines $Qg(j)$ observés fonction du nombre de jours $j$ après germination à la formule $Q(j) = a \cdot exp(b \cdot j)$ ; les coefficients $a$ et $b$ sont calculés par régression. On trouve :

$Qp(j) = 0{,}48 \times exp(0{,}14 \times j)$ et $Qg(j) = 0{,}76 \times exp(0{,}14 \times j)$

On constate que les coefficients $b$ sont les mêmes, le rapport des poids des plantules pendant la croissance est donc constant. De plus le poids d'une plantule est une fonction croissante du poids de la graine mesurée.

Le modèle est ici bien vérifié dans ce cas expérimental simple.

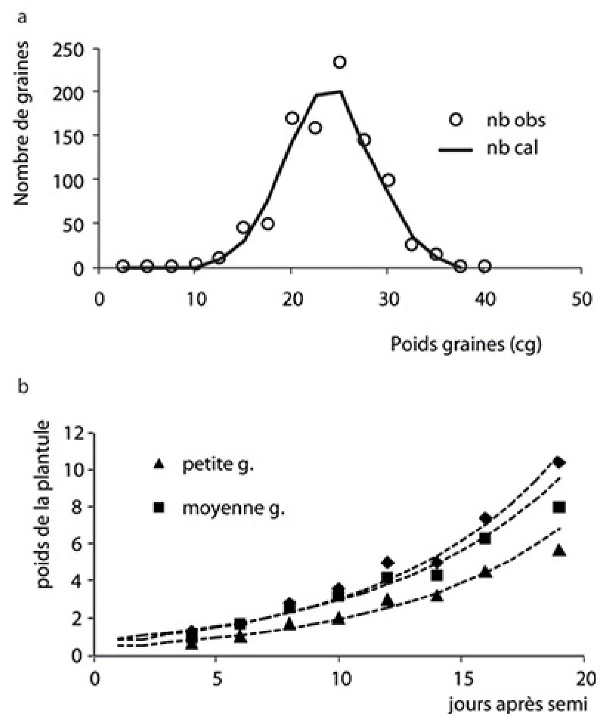



**Figure 5.19.** Influence de la biomasse de la graine sur la croissance du maïs (Ma, 2006).

**a** : les poids des graines d'une même variété se distribuent selon une loi normale. **b** : trois lots de grandes (◊), moyennes (□) et petites graines (triangles) sont constitués. Au cours de la germination on constate la croissance exponentielle de la biomasse des plantes proportionnelle à *Q0*.

### Influence de la taille des branches en croissance libre

Au stade juvénile, le modèle prévoit que la croissance ne dépend pas de l'architecture. Donc, si on supprime les méristèmes axillaires d'une plante ramifiée à leur naissance, la plante monocaule obtenue devrait peser le même poids que la plante témoin ramifiée. Ce fait est bien vérifié expérimentalement sur des plantes comme les caféiers dans le stade jeune. L'ablation des méristèmes axillaires pendant la croissance a pour conséquence d'augmenter le volume des organes des phytomères de la tige pour aboutir à une biomasse équivalente de la plante entière non élaguée (figure 5.20). Supprimer les méristèmes diminue la demande et donc augmente le volume des organes restants. Des expériences similaires sur d'autres plantes comme le cotonnier, donnent le même type de comportement.

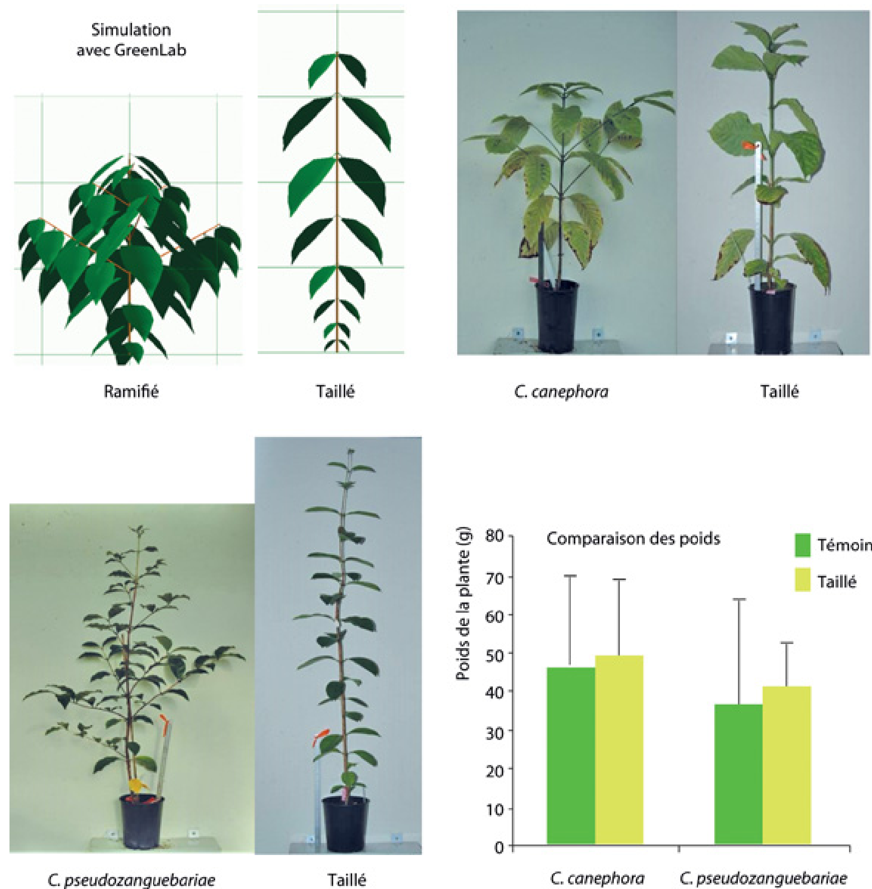



**Figure 5.20.** Caféiers ramifiés témoins et taillés en croissance libre.

Les jeunes plantes ont toutes leurs feuilles fonctionnelles et à ce stade, la production est proportionnelle à la surface foliaire. On a supprimé les méristèmes axillaires des caféiers taillés. Conformément à la prédiction du modèle GreenLab, visualisée ici sur une simulation, les caféiers taillés ont des phytomères plus gros, mais les plantes gardent le même poids total que les caféiers ramifiés.

## Conditions pour une production à l'équilibre, cas où $t > t_a$ et $t_a \geq t_x$

Dans ce cas, le temps de croissance de la plante a dépassé la durée de fonctionnement des feuilles qui flétrissent et ne participent plus au fonctionnement au bout de $t_a$ cycles après leur création. On supposera ici que la durée de fonctionnement $t_a$ des feuilles est égale ou supérieure au temps d'expansion $t_x$ des organes : $t_a \geq t_x$.

Pour que la croissance se stabilise, il est suffisant que la demande *D* soit bornée et que le rapport *Q/D* tende vers une limite. Pour que la demande soit bornée, il faut que la durée de vie des axes soit limitée. Après un certain temps, les nouveaux phytomères créés remplacent les anciens portés par des axes morts. En partant de l'équation de la croissance (13), pour qu'il y ait équilibre, on établit les résultats suivants dans différents cas :

Si $t_a = 1$ et $t_x = 1$, l'équation de la croissance s'écrit : $Q\left(t\right) = \left(\frac{E}{A}\right)^{t-1} \cdot Q0$. La croissance est équilibrée seulement pour *E/A* = 1. Dans ce cas, la production *Q*(*t*) est constante et vaut *Q*0. Autrement, la croissance devient exponentielle croissante ou décroissante.

Si $t_a > 1$ et $t_x = 1$ (la durée d'expansion est de 1 CD), les feuilles fonctionnent plusieurs cycles mais l'expansion des organes ne dure qu'un cycle.

Tant que $t <= t_a$, la production s'écrit : $Q\left(t\right) = \frac{E}{A} \cdot \left(1 + \frac{E}{A}\right)^{t-1} \cdot Q0$.

Quand $t > t_a$, les feuilles cessent leur fonctionnement après *t* cycles. La croissance se stabilisera à chaque cycle si : $\frac{E}{A} = \frac{1}{t_a}$.

Passé le nombre de $t_a$ cycles de développement, la production tendra alors vers la valeur limite $QL = \frac{2 \cdot Q0}{1+t_a}$.

Si $t_a > 1$ et $t_a = t_x$, la croissance se stabilisera au-delà de $t > t_a$ si l'égalité suivante est vérifiée : $\frac{(ta+1)}{2} \cdot \frac{E}{A} = 1$.

Il n'a pas été possible jusqu'à présent de donner une formule pour la valeur limite atteinte par la production. On la trouve en faisant fonctionner itérativement l'équation (13) récurrente de la croissance à partir de la graine.

Si $t_a > 1$ et $t_a > t_x$, c'est le cas le plus général. La croissance se stabilisera après $t > t_a$ si l'égalité suivante est vérifiée (en réintroduisant le nombre de feuilles par phytomère $n_a$) :

$$E.\frac{n_a}{A} \cdot \left(\frac{t_x+1}{2} + t_a - t_x\right) = 1$$

La limite est aussi trouvée par des itérations sur l'équation (13).

En résumé, les équations d'équilibre dépendent des temps de fonctionnement $t_a$ et d'expansion $t_x$ des organes, d'un coefficient structurel *A* et du facteur climatique *E*. La croissance sera donc stabilisée en croissance libre quel que soit le modèle architectural si la demande est bornée et que les conditions d'égalité données par les différentes formules selon les cas soient satisfaites. Autrement, la production croitra ou décroîtra exponentiellement.

## Étude de la croissance de deux modèles architecturaux

Ici on étudie particulièrement le comportement en croissance de deux modèles architecturaux ramifiés, à développement monopodial (caféier représentant du modèle de Roux) et à développement sympodial (manioc représentant du modèle de Leeuwenberg), qui sont très répandus.

### Cas du modèle à ramification monopodiale

Ce modèle a deux catégories d'axes correspondant aux deux âges physiologiques : tige principale, et branches. Chaque phytomère de la tige porte une feuille et une branche.

On fixe une durée $t_a = t_x$ pour les durées de fonctionnement et d'expansion des organes et une durée de vie $t2$ pour les axes 2 (branches). La demande de la plante se stabilisera au-delà de $t > t2$ si la condition (15) est vérifiée. En effet, la durée de vie des feuilles étant $t_a$, le nombre de feuilles actives devient constant et vaut $N_a(i) = t_a \cdot (t2 + 1)$ avec $(i > t2)$. Les valeurs des paramètres $t_a$, $t_x = 5$, $\varepsilon = 0{,}05$, $r = 30$, $p_a = 1$ *et* $p_e = 1$ assurent que l'égalité (15) soit vérifiée. On a $A = 0{,}05 \times 2 \times 30$, soit $A = 3$ qui vérifie l'expression $\frac{1}{3} \times \left(\frac{5+1}{2} + 5 - 5\right) = 1$.

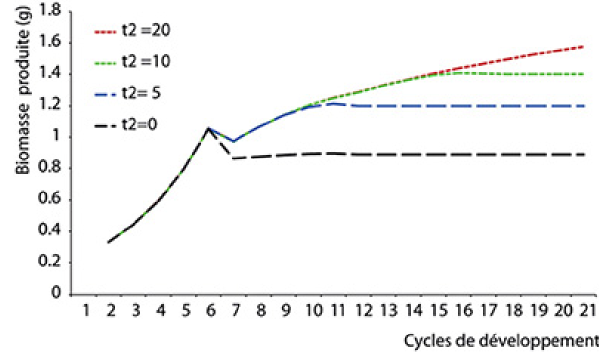



**Figure 5.21.** Stabilisation de la croissance du modèle de Roux, au-delà de $t > t_a$ pour différentes valeurs de durées de vie $t2$ des branches : $t2$ = [0, 5, 10, 20].

La valeur $t2 = 0$ correspond à la plante monocaule de la figure 5.22. Tant que $t < t_a$ les plantes ont une même croissante exponentielle. Pour $t > t2$, plus $t2$ est grand plus forte est la production à l'équilibre, atteinte plus tardivement.

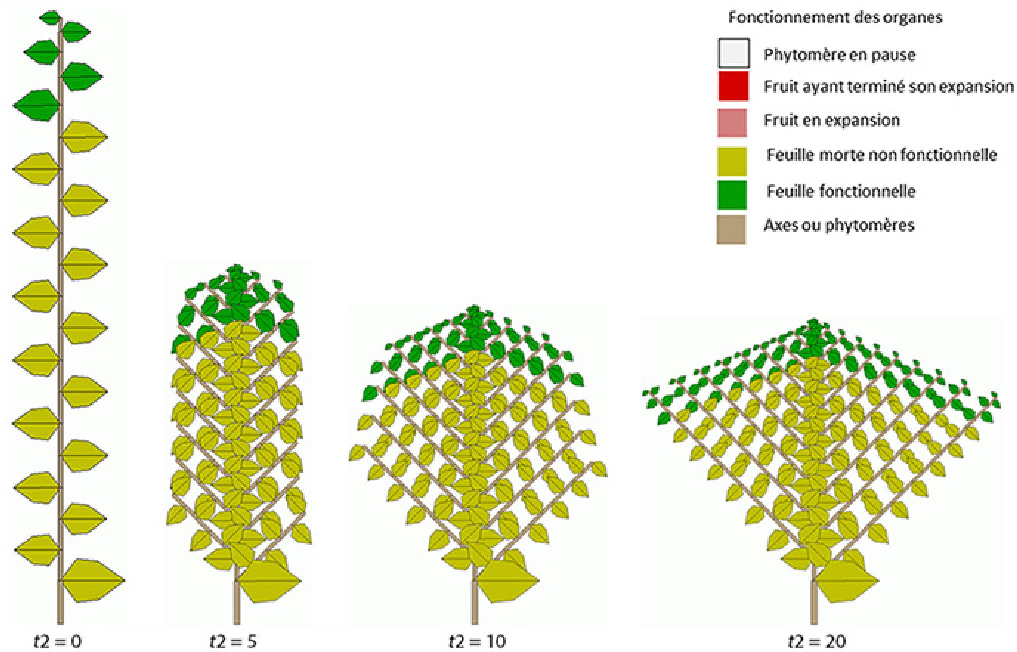



**Figure 5.22.** Architectures ramifiées correspondant aux durées de vie des axes $t2$ = [0, 5, 10, 20] pour l'âge chronologique 20 CD avec $t_a = 5$ et $t_x = 5$.

On constate la stabilisation des séries organiques lorsque l'âge de la plante dépasse la durée de vie $t2$ des branches. Plus la durée de vie des axes est grande, plus les volumes des organes qu'ils portent sont réduits. Les poids des plantes de gauche à droite vont par ordre croissant.

La production doit donc se stabiliser de même que le rapport *Q/D* constitué. En conséquence, les séries organiques des phytomères des axes en croissance en descendant du sommet vers la base des branches deviennent à leurs tours invariantes. En effet les organes ont toujours le même volume selon le rang de leur phytomère sous le méristème terminal, car ils appartiennent à une même cohorte située à *k* cycles de développement ($t_a << k < t$) de l'âge final si *t* est suffisamment grand. Il faut itérer l'algorithme (13) pour trouver la production limite. On montre par simulation qu'elle dépend d'une façon croissante de la durée de vie *t2* des branches. Pour $t > t_a$ et $t > t2$, plus *t*2 est grand plus la production $Q(t)$ est forte, mais un équilibre sera atteint avec *t* suffisamment grand (figure 5.21).

Les simulations du modèle (figure 5.22) montrent que le volume des phytomères diminue quand *t*2 augmente, alors que la biomasse produite augmente. Pour $t2 = 0$, la plante est monocaule et les phytomères atteignent leurs volumes maximums.

Ce fait se vérifie expérimentalement par exemple sur le cotonnier (figure 5.23) : le cotonnier taillé est plus grand que le cotonnier ramifié mais pèse moins. Il y a donc une bifurcation du fonctionnement au moment où $t = t2$. En deçà, les plantes ramifiées ou taillées ont la même production (caféier, figure 5.20) ; au-delà, les plantes ramifiées l'emportent en biomasse.

Remarque : si *t*2 n'est pas limité, la demande *D* va croître indéfiniment, de même que la production *Q* ; mais si la condition (15) est vérifiée, *Q/D* va tendre vers une limite et donc le volume des organes, c'est-à-dire les séries organiques, se stabilisent.

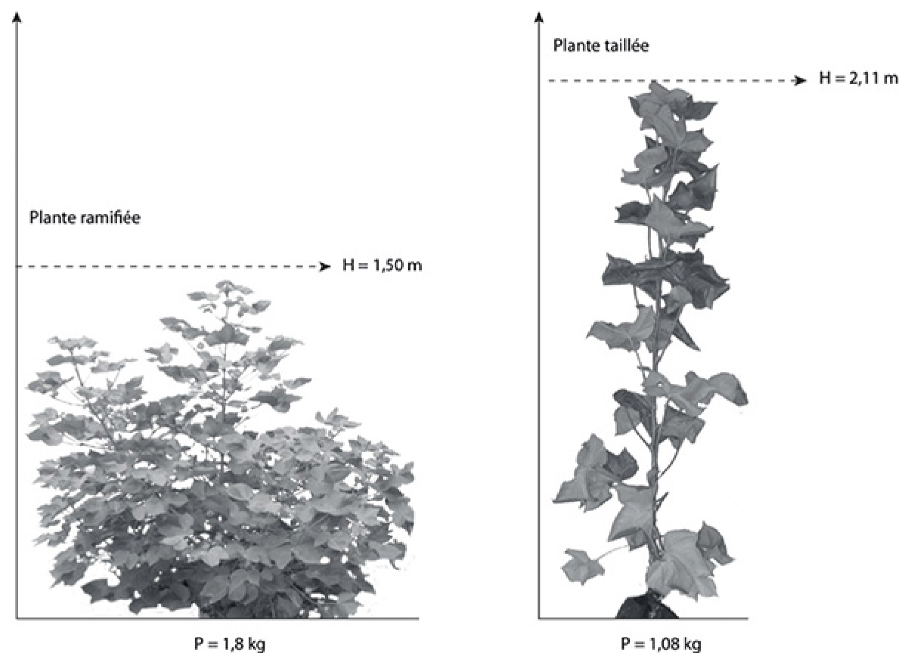



**Figure 5.23.** Expérience de taille sur des cotonniers (expérience de Dong Li, communication personnelle, 2008).

La suppression des méristèmes axillaires des tiges de cotonniers a pour conséquence d'augmenter le nombre et le volume des phytomères de la tige pour une même durée de développement. Le poids du cotonnier témoin (1,80 kg) est à peu près deux fois plus lourd que celui du cotonnier ramifié (1,08 kg) dont la hauteur atteint 2m11 comparée à 1m50 pour le témoin non taillé. Les organes sont plus gros. Conformément au modèle GreenLab, si la durée de la croissance des axes est supérieure à la durée de fonctionnement des feuilles, la plante ramifiée pèse plus lourd que la plante taillée.

### Cas du modèle à ramification sympodiale

Si la stabilisation de la production est acquise quand la demande tend vers une valeur finie et si l'équation (15) est vérifiée, elle est suffisante mais pas nécessaire. Dans le cas par exemple d'un modèle de Leeuwenberg dont le développement est sympodial et exponentiel, on peut établir une

condition d'équilibre vérifiable par simulation. Pour $t_a = t_x$, si l'on appelle $M$ (avec $M > 1$) le nombre de ramifications par phytomère, cette condition s'écrit :

$$\frac{E}{A} \cdot \left( \frac{M^{t_a}}{M^{t_a}-1} \cdot t_a - \frac{1}{(M-1)} \right) = 1 \ (16)$$

L'équilibre dépend ici en plus du nombre de ramifications $M$ par phytomère (si $M = 1$, on est ramené à un modèle réduit à un unique axe monopodial). Bien que la demande croisse exponentiellement, la biomasse foliaire produite par cycle se stabilise, alors que le volume des organes décroit exponentiellement (figure 5.24a et 5.24b).

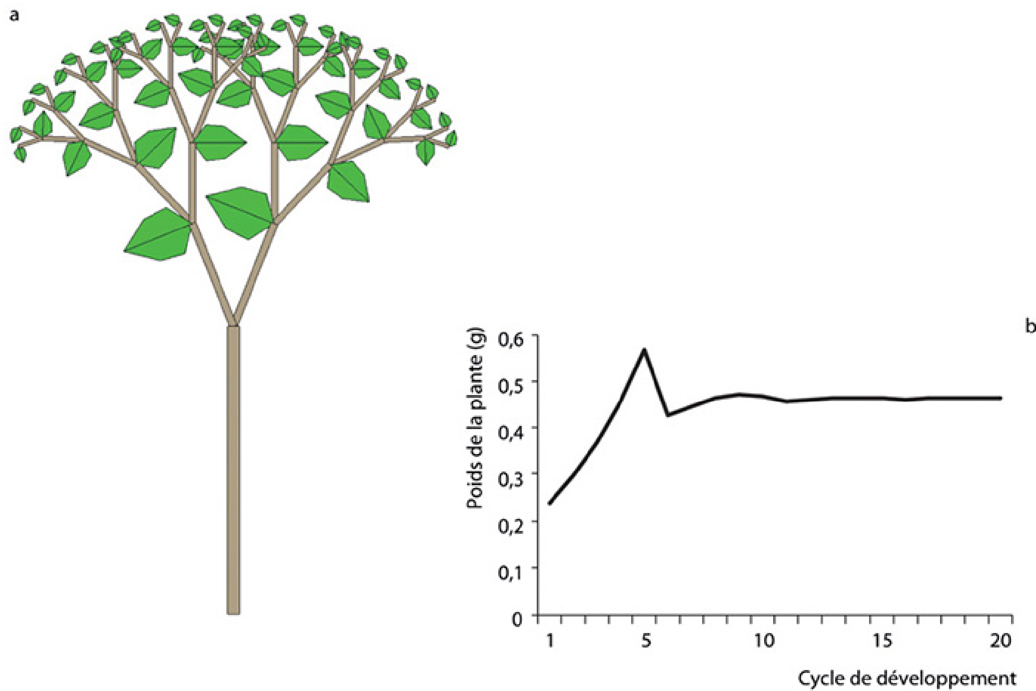



**Figure 5.24.** Étude du comportement en croissance d'un modèle sympodial.

La durée de fonctionnement des feuilles et d'expansion des organes vaut 5 CD. La condition (15) est vérifiée pour les valeurs $M = 2$, $t_a = 5$ ; $r = 41{,}613$ ; $\varepsilon = 0{,}05$ et $P_p = 2$. La croissance se stabilise, bien que le volume des phytomères tende vers zéro. **a** : plante simulée à $t = 6$CD. **b** : évolution de la biomasse fabriquée qui se stabilise après 10CD de développement.

En général, dans ce modèle, le développement et la croissance ont une nature exponentielle. Les organes peuvent même être de biomasse constante si $Q$ et $D$ ont le même type d'évolution, ce qui donne naturellement une croissance en biomasse exponentielle (figure 5.25).

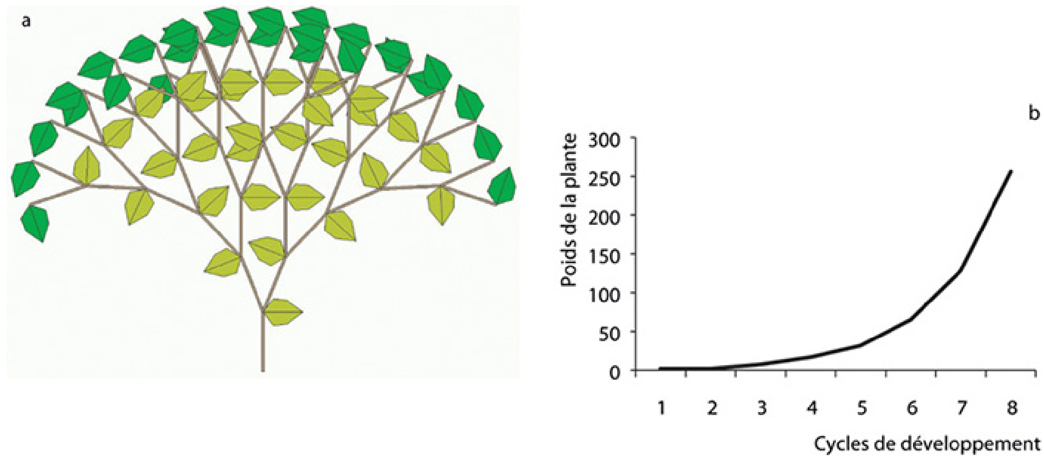



**Figure 5.25.** Condition pour que les organes soient de même volume dans le modèle de Leeuwenberg.

**a** : ici, on prend $t_a = t_x = 1$. L'équation de la croissance s'écrit pour les paramètres $M = 2$, $r = 5$, $\varepsilon = 0{,}05$ ; $P_p = 2$ et $Q(t) = 2^{t-1}Q0$. **b** : l'offre et la demande doublent à chaque pas de temps. Les phytomères ont donc un volume constant.

### Relations sources-puits et production stabilisée, cas de la croissance libre

Dans le cas général, le phytomère est un ensemble d'organes constitué d'un entrenœud, d'une ou plusieurs feuilles, et éventuellement de plusieurs fruits. Pour simplifier, on suppose ici que tous les organes ont une même fonction d'expansion qui renvoie une valeur de puits constante. En désignant respectivement pour les feuilles, les entrenœuds et les fruits par $n_a$, $n_e$ avec ($n_e = 1$), $n_f$, le nombre d'organes selon le type et par $p_a$ avec ($p_a = 1$), $p_e$, $p_f$ leurs forces de puits, la demande du phytomère s'écrit :

$$P_p = n_a \cdot p_a + p_e + n_f \cdot p_f$$

On pose toujours : $A = r \cdot \varepsilon \cdot P_p$. L'égalité (15) donne la condition d'équilibre. Chacune des variables, $r$, $\varepsilon$, $P_p$ qui constituent le coefficient $A$ peuvent être ajustées pour réaliser l'équilibre.

La figure 5.26 montre un cas d'équilibre réalisé à partir d'un phytomère complexe formé de deux feuilles et six fruits. Le modèle architectural est ici une plante ramifiée monopodiale avec une durée de vie de branche limitée à $t2 = 10$CD.

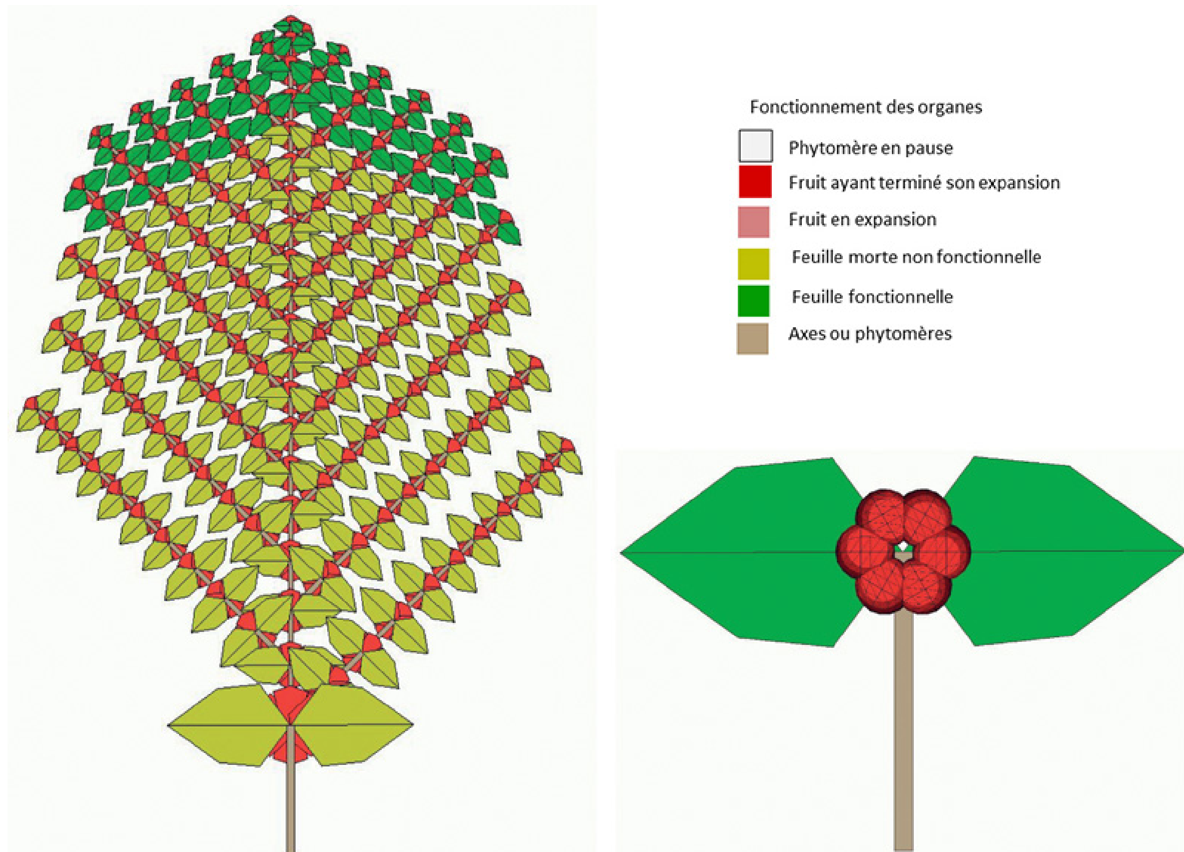



**Figure 5.26.** Plante atteignant une production à l'équilibre avec des phytomères complexes formés d'un entrenœud, deux feuilles et six fruits.

Dans cet exemple, tous les puits des organes sont identiques, seuls leurs nombres changent. Les durées d'expansion valent *t* = 3CD et la durée de vie de fonctionnement des feuilles *ta* = 4CD et des branches *t*2 = 10CD. La formule d'égalité (15) est vérifiée pour *r* = 13,33 avec *ε* = 0,05. La demande du phytomère en expansion vaut $P_p$ = 2 + 1 + 6 = 9 et $A = r \cdot \varepsilon \cdot P_p . E \cdot \frac{n_a}{A} \cdot \left(\frac{t_x+1}{2} + t_a - t_x\right) = 1$ donne 2 / (13,33 × 0,05 × 9) × ((3 + 1) / 2 + 4 – 3) = 1.

## Puits particuliers : les cernes, les racines et le pool commun

Chez les plantes il existe des puits particuliers qui ne correspondent pas à un organe bien localisé. Ce sont les cernes qui assurent la croissance secondaire des axes ligneux, les racines dont l'architecture est complexe et difficilement accessible et le pool commun de réserve (abordé ultérieurement) qui est réparti dans l'architecture.

### Cernes

Le chapitre 8 traitant des cernes dans cet ouvrage donne les principes de la modélisation de la croissance secondaire dans le modèle GreenLab. Ici nous nous occupons de la demande des cernes qui est liée à l'architecture dans le cas particulier où l'on associe à chaque feuille assimilatrice un élément de cerne. Cet élément est un tube cylindrique de biomasse qui parcourt le chemin sur le bord de l'axe, qui va de la feuille à la base de l'arbre. Ces ensembles d'éléments regroupés en faisceaux partant des extrémités des axes de l'arbre jusqu'à la base du tronc forment les cernes. Ce procédé est connu sous le nom de *pipe model*. La demande pour les cernes devient égale au nombre de feuilles actives multiplié par le puits d'un élément de cerne, qui devient en fait ainsi un organe associé au phytomère. Son puits est constant et ne dure qu'un cycle. Il est facile dans ce cas d'obtenir un équilibre de production comme dans les cas précédents (figure 5.27a) pour tester le comportement du modèle.

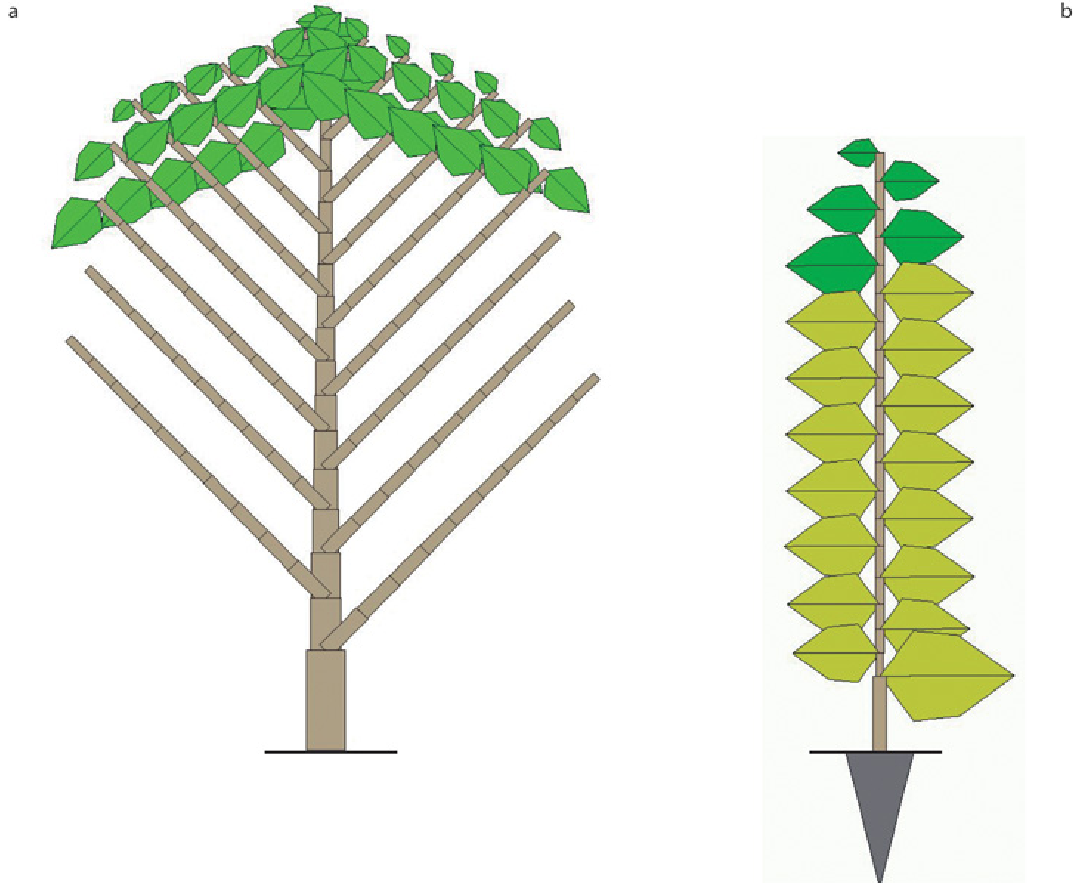



**Figure 5.27.** Croissance secondaire sur un modèle ramifié.

**a** : croissance secondaire sur un modèle ramifié. Celle-ci est nettement visible. Les paramètres sont $p_a$ = 1 pour le puits des feuilles, $p_e$ = 0,5 pour le puits des entrenœuds, et celui des éléments de cernes avec un puits $p_c$ = 0,5. On pose : $t_a = t_x = 5$, $\varepsilon = 0{,}05$, $r = 30$, $t2 = 10$ ce qui donne une croissance à l'équilibre. **b** : on introduit un puits racinaire constant de valeur $p_r$ = 4. Le puits des entrenœuds et des feuilles ont la valeur 1. Les durées de fonctionnement et d'expansion des feuilles sont $t_a$ = 5 et $t_{xa}$ = 5. Celle des entrenœuds est fixée à $t_{xe}$ = 1. La demande par cycle vaut donc $D = 5 + 1 + 4 = 10$ et la croissance est équilibrée pour les valeurs des paramètres choisis.

## Racines

La modélisation de l'architecture des systèmes racinaires a fait l'objet de recherches, menées notamment au Cirad (Jourdan *et al*., 1997), à l'Inra (Pagès *et al*., 2004) et à la CAU en Chine (Zhang *et al*., 2009). On trouve aussi des modèles architecturaux dans l'organisation racinaire (Atger *et al*., 1994). Des adaptations sont à prévoir car la notion de phytomère racinaire n'existe pas au sens propre. D'un point de vue expérimental, l'étude des systèmes racinaires est freinée par la difficulté d'accès. Pour ces raisons, elles sont souvent absentes des recherches sur la production végétale. Le modèle GreenLab considère le système racinaire comme un compartiment avec un puits variable dont l'expansion peut être indéfinie. Parfois, pour les plantes étudiées (tomate, concombre,…) le poids du système racinaire est disponible et il est donc intégré dans les relations sources-puits. En absence de ce type de données, on peut postuler que le ratio système aérien/système souterrain est stable. Selon nos expériences, l'absence de données racinaires n'a jamais perturbé significativement la calibration du système aérien. La figure 5.27b montre une plante monocaule dont la croissance est stabilisée avec les données des paramètres sources-puits comprenant un système racinaire.

Il faut recourir à la formule (12) pour étudier les conditions de l'équilibre.

On fixe : $E = 1$, $\varepsilon = 0{,}05$, $r = 30$. On a $N_a(i) = 1$ (plante monocaule), et on introduit un puits racinaire constant de valeur $p_r = 4$. Les puits des entrenœuds et des feuilles ont la valeur 1. Les durées de fonctionnement et d'expansion des feuilles sont $t_a = 5$ et $t_{xa} = 5$. Celle des entrenœuds est fixée à $t_{xe} = 1$. La demande par cycle vaut donc quand $t > t_a$, $D(j) = 5 + 1 + 4 = 10$. À l'équilibre, tous les $Q(t)$ sont égaux. Et l'équation (11) s'écrit :

$$1 = \frac{E}{\varepsilon \cdot r} \cdot \sum_{i=t-5+1}^{\max(t,5)} \sum_{j=i}^{t} \frac{1}{D(j)}$$

Ce qui donne bien : $1 = \frac{1}{1{,}5}\ \frac{(1+2+3+4+5)}{10}$.

Cette égalité assure une croissance à l'équilibre.

## Étude du comportement du modèle en croissance libre, cas de la croissance rythmique des arbres

Dans le cas des arbres, le développement rythmique qui forme des unités de croissance (UC) complexifie le fonctionnement. Il est cependant possible d'en étudier le comportement dans deux cas contrastés.

### Cas des arbres synchrones avec des unités de croissance préformées

La partie préformée des unités de croissance se constitue d'abord pendant l'année sous forme de série de phytomères embryonnaires dans les méristèmes apicaux, en un certain nombre de cycles de développement. Un bourgeon est ainsi formé. Lors de son débourrement au printemps, on observe une expansion simultanée de tous les phytomères préformés (qui sont ici identiques dans notre exemple) : une nouvelle unité de croissance est constituée à partir des réserves de l'année précédente. Les feuilles et les moelles des entrenœuds mis en place n'évoluent plus et la forme de l'unité de croissance est stabilisée. Son fonctionnement photosynthétique produit la biomasse pour les cernes, les fruits et les réserves de l'année suivante. On considère que la période d'expansion est négligeable par rapport à la période de fonctionnement. Pour un résultat identique, on peut concentrer tous les cycles de fonctionnement en un seul cycle qui agrège l'expansion de l'unité de croissance et la photosynthèse cumulée. Son schéma de développement est donc :

– une période de développement de plusieurs CD pour former les phytomères embryonnaires préformés ;
– un CD pour assurer l'expansion de l'UC et sa production ;
– un CD pour marquer la pause hivernale (ce qui est une convention).

Des arbres comme les marronniers ou les érables entrent bien dans ce cadre. Finalement, ce type de fonctionnement d'arbre est analogue à celui de l'arbuste à croissance continue, mais sur une double échelle. L'ensemble des phytomères de l'unité de croissance se comporte comme s'il n'y avait qu'un méta-phytomère composé d'un entrenœud et d'une feuille et les conditions de la croissance sont celles d'un arbuste avec $t_a = 1$ *et* $t_x = 1$ (figure 5.28a). On applique l'égalité (14) pour obtenir un équilibre.

L'équation de la croissance simplifiée s'écrit :

$$Q(t) = \left(\frac{E}{A}\right)^{t-1} \cdot Q0$$

Elle donne le comportement en croissance du modèle et la condition d'équilibre.

### Cas des arbres synchrones avec unités de croissance néoformées

Les phytomères produits par les méristèmes entrent immédiatement en expansion après leur formation. On suppose que les feuilles formées restent fonctionnelles tout au long de la saison et s'arrêtent de fonctionner simultanément quand $t = t_a$. Par ailleurs on fixe le temps d'expansion des phytomères $t_x = 1$. Dans ces conditions, la croissance est pilotée par la formule (15) établie précédemment.

Pour qu'il y ait équilibre, il faut que $A$ soit la solution de l'équation :

$$\frac{E}{A} \cdot \left(1 + \frac{E}{A}\right)^{t_a - 1} = 1$$

Ce qui donne à résoudre :

$$A + E - \left(\frac{1}{E}\right)^{\frac{1}{t_a-1}} \cdot A^{\frac{t_a}{t_a-1}} \quad = \quad A + E - \left(\frac{A^{t_a}}{E}\right)^{\frac{1}{t_a-1}} = \; 0$$

On a $A = r \cdot \varepsilon \cdot P_p$, on peut choisir $r$ comme inconnue et on fixe : $E = 1$, $\varepsilon = 0{,}05$, $P_p = 2$, $t_a = 9$ à titre d'exemple.

La valeur $r = 47$ donne une croissance identique chaque année (figure 5.28).

Ces études de comportement sont utiles pour comprendre la croissance des arbres et contrôler le bon fonctionnement des logiciels de simulation.

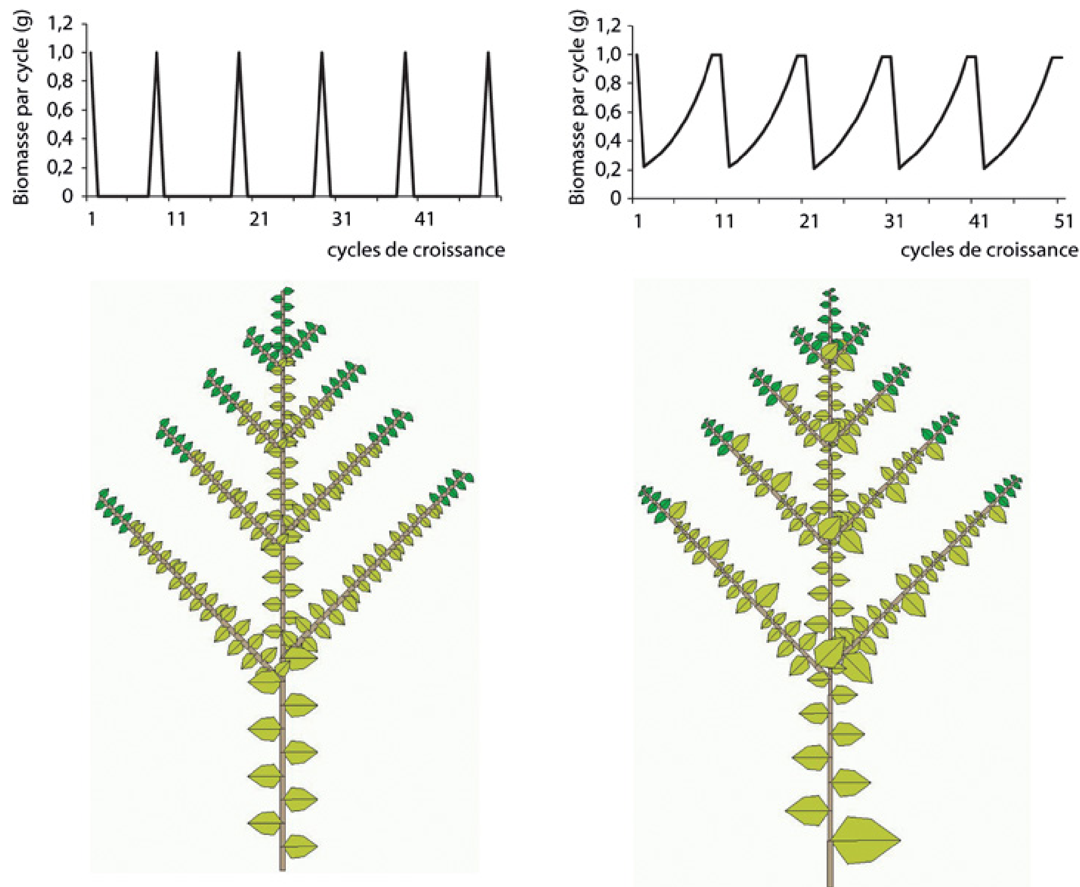



**Figure 5.28.** Deux cas théoriques d'équilibres possibles dans la croissance rythmique des arbres avec une croissance annuelle divisée en 10 CD.

**À gauche** : croissance à partir d'une unité de croissance préformée. Développement et croissance sont différés. Les phytomères embryonnaires préformés en 9 cycles de développement ont une expansion simultanée au CD 9 et ont donc le même volume. Le CD 9 concentre la photosynthèse sur un cycle. Une pause (CD 10) sépare deux années. **À droite** :

les phytomères sont néoformés un par un. Développement et croissance sont simultanés. Ils ont donc un volume différent dépendant de l'offre/demande à leur création. À la fin de l'unité, toutes les feuilles s'arrêtent de fonctionner ensemble et une pause termine l'année. Dans les deux cas on peut atteindre un équilibre de la production pour un jeu de paramètres. Les cycles stabilisés de la production *Q*(*t*) sont affichés au-dessus des arbres correspondants.

## Comportement du modèle, cas de la croissance limitée

La surface de production *Sp* limite la croissance. Lorsque les plantes sont cultivées à une haute densité *d*, le sol est entièrement recouvert par le feuillage et la surface au sol disponible par plante tend vers la valeur *Sd* = 1/*d*, qui devient également la surface de production *Sp*. Dans ce cas, la production de biomasse par plante n'est plus proportionnelle à sa surface foliaire *Sf*, comme dans le cas de la croissance libre, mais à la surface au sol disponible par plante *Sd*. Les feuilles sont en surnombre par rapport à la photosynthèse produite.

D'après l'équation (11), on a nécessairement une valeur limite supérieure de la production de biomasse par plante à chaque cycle :

$$Q\left(t\right) \leq \frac{E \cdot Sd}{r}$$

Toutefois une limite peut être atteinte pour une valeur inférieure. Un cas particulier est donné pour la valeur $t_a$ = 1 et l'équation (10) devient une équation dite de Lambert, dont la résolution a été étudiée et qui donne la valeur de *Q*(*t*) à la limite. Considérons le cas simple de la plante monocaule avec $t_a$ = 1 l'équation de la croissance s'écrit alors :

$$Q\left(t\right) = \frac{E \cdot Sp}{r} \cdot \left(1 - \exp\left(-\frac{k}{\varepsilon \cdot Sp} \cdot \frac{Q(t-1)}{P_p}\right)\right) \quad (17)$$

La solution est évidemment trouvée aussi numériquement par itération de la récurrence dans (17).

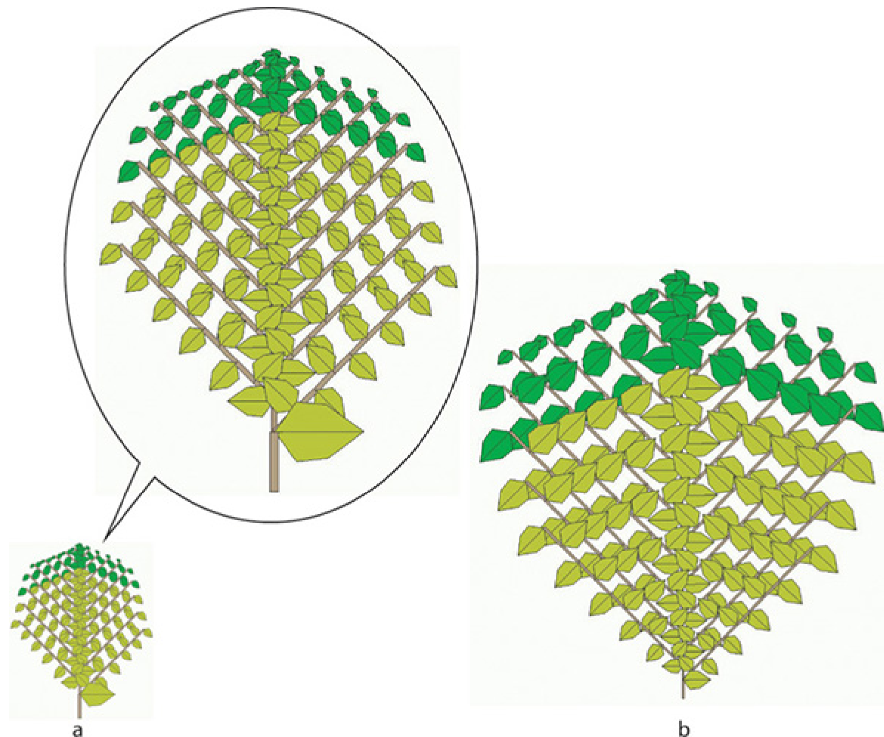



**Figure 5.29.** Deux cas de croissance et de développement stabilisés. Les branches sont limitées à un développement de 8 phytomères. Le fonctionnement des feuilles est limité à 5 cycles.

**a**: *Sp* est très grand et la relation $\frac{(t_a+1)}{2} \cdot \frac{E}{A} = 1$ est vérifiée, c'est la croissance libre proportionnelle à la surface foliaire. On notera que le volume des organes décroît à partir de la graine jusqu'à se stabiliser avec les séries organiques. **b** : *Sp* est petit et $\frac{(t_a+1)}{2} \cdot \frac{E}{A} > 1$. C'est la croissance limitée par la lumière interceptée avec : $Q(t) <= \frac{E \cdot}{r} \frac{k}{\varepsilon} \cdot \frac{Q(t-1)}{P_p}$. On notera que le volume des organes croît à partir de la graine jusqu'à se stabiliser. Les plantes **a** et **b** sont à la même échelle. Notons que le premier cas donne des plantes chétives en équilibre de croissance métastable.

Il existe donc deux possibilités (figure 5.29) pour la plante d'atteindre un équilibre en cours de croissance. L'une est en croissance libre, l'autre en croissance limitée. Le premier équilibre est métastable et donne des plantes chétives, le deuxième est limité par une borne supérieure et qui correspond aux conditions normales de la croissance, bornée par la surface disponible *Sd* par plante.

On note que l'architecture de la plante intervient certainement dans la production de la biomasse en croissance limitée qui dépend de la surface de production *Sp*. Cette dernière dépend du port de l'arbre (colonnaire, tabulaire) et donc aussi du modèle architectural qui étale son houppier.

## ⏩ Influence des paramètres de l'environnement

### Influence du facteur *E*

En écophysiologie, le facteur *E* lie la croissance à l'énergie fournie par l'environnement. Il est associé au paramètre *r* qui caractérise l'efficience de conversion de cette énergie en biomasse. Ainsi, pour une culture en conditions de serre, on choisira plutôt de considérer la lumière comme le facteur déterminant : *E* sera alors le PAR (radiation photosynthétique active) et 1/*r* la *light use efficiency* (LUE). Dans des conditions de champ, on choisira plutôt l'ETP (évapotranspiration potentielle), éventuellement limitée par un stress hydrique, et 1/*r* sera la *water use efficiency* (WUE ).

En conditions réelles, le paramètre *E* peut changer à chaque cycle de croissance et devient une variable *E*(*i*).

Selon la valeur du rapport *E*(*i*)/*A*, supérieure ou inférieure à 1, la production croit ou décline à chaque cycle. On a vu que pour *E/A* = 1, un équilibre de production métastable peut être trouvé : cette relation peut être obtenue en jouant sur les paramètres $E$, $r$, $\varepsilon$, $P_p$.

En l'absence de stress important, l'environnement fluctue peu autour d'une moyenne et peut être considéré comme constant. Le facteur *E* peut être alors normalisé à la valeur 1, le paramètre *1/r* sert à la calibration et l'étude des relations sources-puits reste inchangée.

### Influence du paramètre *Sp*

Ce paramètre défini comme la surface de production d'une plante permet de résoudre l'équation de la croissance (8) à chaque pas de temps, en équilibrant les deux membres de l'équation (9): $Q(t) = \frac{E \cdot Sp(t)}{r} \cdot \left(1 - \exp\left(-k \cdot \frac{Sf(t)}{Sp(t)}\right)\right)$ si le poids de la plante et sa surface foliaire sont connus ou estimés. Dans la pratique, il n'est pas possible de calculer à chaque pas de temps la valeur de *Sp*(*t*). Pour résoudre ce problème, on fait le choix d'une fonction empirique qui suit l'évolution de *Sp*(*t*) en fonction de l'âge chronologique, avec un petit nombre de paramètres identifiables par méthode inverse. On considère deux cas.

#### Cas des fortes densités

C’est en général le cas des grandes cultures, le nombre de plantes par $m^2$ selon le type de plante varie entre quelques unités à quelques dizaines.

À la germination, le rapport $Sf(t)/Sp(t)$ est petit et l’équation (20) devient : $Q\left(t\right)=\frac{E\cdot k\cdot Sf(t)}{r}$. La valeur de *Sp* est donc indifférente. Lorsque ce rapport augmente, il tend brutalement vers la limite de la surface disponible $Sd = 1/d$ donnée par la densité *d*. L’équation (9) devient : $Q\left(t\right)=\frac{E\cdot Sd}{r}$La solution de l’équation (9) devient donc $Sp(t)=Sd$.

Cette solution a été remarquablement bien vérifiée sur les grandes cultures. Des expériences répétées sur plusieurs années et sur des cultures variées (tomate, maïs, betterave, blé) confirment l’adéquation du modèle à l’agronomie. On dispose, sur plusieurs dates différentes, de la surface foliaire et du poids de la plante. On peut donc par méthode inverse retrouver les valeurs numériques des paramètres *r* et *Sp* qui équilibrent au mieux l’équation (9).

À titre d’exemple, la figure 5.30 montre que la croissance en biomasse d’une betterave cultivée à la densité $d$ = 5 plantes/$m^2$ (ce qui donne $Sd$ = 2000 $cm^2$) est ajustée pour les valeurs : $r$ = 177 et $Sp$ = 2055 $cm^2$, par méthode inverse. Les valeurs *Sp* et *Sd* sont donc très proches. Le modèle a retrouvé la densité de plantation de la plante uniquement à partir de la surface foliaire et de la biomasse produite ! On distingue bien dans la figure 5.30, le comportement de la croissance en deux phases. Lors de la phase 1 (CD < 40), qui est exponentielle, c’est la surface foliaire *Sf* qui pilote ; lors de la phase 2, qui est linéaire, c’est la surface disponible *Sd* (la densité) qui limite la production.

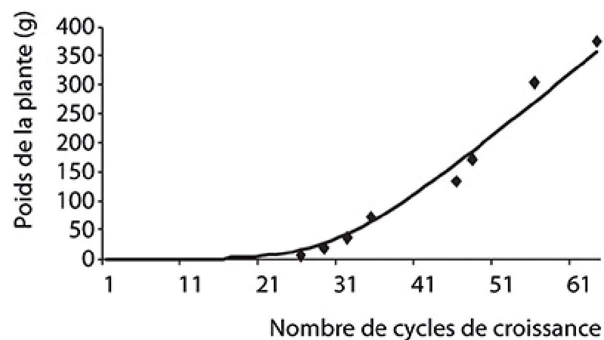



**Figure 5.30.** Ajustement du poids de la betterave en fonction de la surface foliaire pendant la croissance, cultivée à la densité 5 plantes/$m^2$ par l’équation (1).

La surface moyenne disponible par plante est donc *Sd* = 2000 $cm^2$. On dispose de 8 dates (en CD) de prélèvement. La surface foliaire est mesurée ainsi que le poids de la plante avec le pivot (moyennes de 18 plantes par date). Les paramètres *r* et *Sp* solutions de l’équation de la croissance valent *r* = 177, *Sp* = 2055. La valeur de *Sp* correspond bien à la valeur de Sd (5 plantes/$m^2$). Source : données Sébastien Lemaire, ITB.

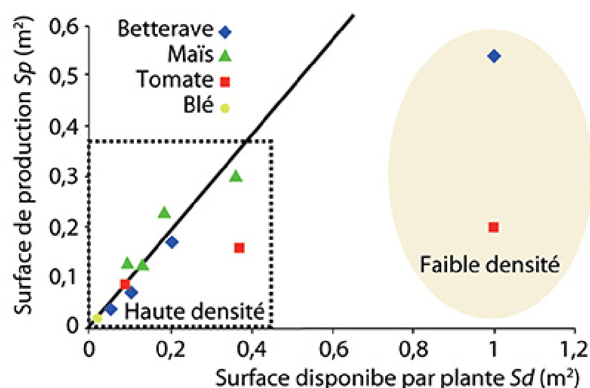


**Figure 5.31.** Comparaison entre les surfaces disponibles *Sd* par densité *d* (*Sd* = 1/*d*) et les surfaces de production calculées *Sp* pour 4 types de plantes : tomate (□), maïs (triangles), betterave (◊), blé (○).

Tous les points sont autour de la bissectrice pour les densités élevées (*Sp* = *Sd* < 0,2 ce qui correspond à 5 plantes/$m^2$). Les plantes isolées (*Sd* = 1 $m^2$) s'écartent de la bissectrice (*Sd* > *Sp*). *Sp* ne correspond plus à une surface disponible, mais à une surface qui équilibre la production avec la surface foliaire en tenant compte de l'auto ombrage. Source : données Sébastien Lemaire ITB, YunTao Ma et XiaoXue Dong, CAU, Lu Feng, Cirad.

Ces résultats ont été confirmés sur de nombreuses expérimentations (chapitre 12) sur des tomates des maïs et des betteraves et des blés. Ils constituent une validation experimentale du modele GreenLab. Dans le cas de forte densité, on trouve toujours par calcul *Sp* proche de *Sd* (figure 5.31).

## Cas des faibles densités : variation de *Sp*

Au stade juvénile de la croissance, on a vu que lorsque le mode de la croissance est libre, les feuilles ne se recouvrent pas et *Sp*, la surface de production n'est pas définie. La croissance est proportionnelle à la surface foliaire. Dans le cas d'une forte densité, les plantes entrent en contact brutalement et *Sp* prend brutalement une valeur stable. La surface de production devient égale à la surface de projection *Sh* du houppier qui est également la surface disponible par plante *Sd* = 1/*d*. Dans les cas de faibles densités, le problème est complexe. Entre la croissance libre initiale puis la croissance limitée par *Sd* il y a une évolution progressive de *Sp* qui partant d'une grande valeur initiale, descend jusqu'à un minimum sous l'effet de l'auto ombrage, puis augmente sous l'effet de l'extension de la couronne. Si l'épaisseur de celle-ci est suffisante pour occulter la lumière, alors une estimation de *Sp* est la surface *Sh* de projection au sol du houppier. Si la plante est isolée et la croissance indéfinie, *Sp* croitra indéfiniment. Si elle entre en contact avec ses voisines alors la surface de production se stabilisera du fait de la stabilisation de la surface de projection au sol du houppier.

*Sp* change donc à chaque cycle selon des valeurs indexées sur le cycle de croissance *t*, et sa forme attendue est une courbe en U.

**Formulation empirique de l'évolution de *Sp***

On peut supposer que *Sp* s'ajuste à une fonction empirique ayant une forme en U qui évolue selon l'âge chronologique. La fonction empirique de *Sp*(*t*) doit dépendre d'un petit nombre de paramètres pour que l'on puisse les estimer à partir de l'équation (9) : une transformation de la loi bêta peut, par sa souplesse, fournir une solution approchée. Soit la fonction bêta discrétisée par pas de 1 et définie sur l'intervalle [1,*T*] :

$$B\left(t\right)=\left(\frac{(t-0.5)}{T}\right)^{a}\cdot\left(1-\frac{(t-0.5)}{T}\right)^{b}\cdot\frac{1}{T}$$

Cette fonction admet un minimum *B*min = 0 et un maximum *B*max, dans l'intervalle [1,*T*]. La forme de cette courbe est en cloche si *a* > 1 et *b* > 1.

Par transformation de *B* on crée la fonction *BF* de même nature que *B* avec les mêmes paramètres *a* et *b*, et dont le minimum et le maximum imposés sont *F*min et *F*max :

$$BF\left(t\right)=F\min\left(1-\frac{B(t)-B\min}{B\mathrm{max}-B\min}\right)+F\max\left(\frac{B(t)-B\min}{B\mathrm{max}-B\min}\right)$$

Pour transformer la courbe en cloche *BF*(*t*) en une courbe en U *Sp*(*t*), il suffit de faire la transformation suivante qui inverse sa forme en conservant le maximum et le minimum :

$$Sp(t)=F\max\left(1-\frac{BF(t)-F\min}{F\mathrm{max}-F\min}\right)+F\min\left(\frac{BF(t)-F\min}{F\mathrm{max}-F\min}\right)$$

Dans le cas où on dispose d'un nombre suffisant d'individus à divers stades de développement, on peut estimer empiriquement *F*min et *F*max qui sont les projections au sol mesurables de la surface de

houppiers dont l'épaisseur de feuillage est suffisante pour occulter la lumière (chapitre 12, érable à sucre).

Par méthode inverse, on peut estimer les paramètres *a et b* en même temps que les autres paramètres en ajustant les données (c'est-à-dire les séries organiques sur plusieurs stades de développement) au modèle. Si l'ajustement est satisfaisant, on peut alors comparer les valeurs numériques identifiées pour *Sp*(*t*) avec les relevés respectifs des surfaces de projections *Sh*(*t*) au sol des houppiers. S'il y a concordance, le modèle fonctionne correctement. Cette méthode qui a le mérite de pouvoir être calibrée sur les observations a donné de bons résultats sur des arbres comme le teck et l'érable (chapitre 12).

Olivier Taugourdeau (CEF, Canada) a pu estimer la valeur des surfaces de projections *Sh* au sol des houppiers de l'érable à sucre pendant sa croissance. Elles sont assimilées à des ellipses dont on mesure les deux axes sur une période allant de 10 à 80 ans (chapitre 12). L'ajustement des séries organiques composées ne peut se réaliser qu'en supposant que l'évolution de *Sp* suit une courbe en U, dont les paramètres sont à identifier en même temps que les autres paramètres sources-puits de l'érable. La comparaison des valeurs optimisées de *Sp* avec les surfaces de projections *Sh* estimées au sol est satisfaisante, et valide expérimentalement le modèle GreenLab sur une grande durée de croissance. Après 20 ans le LAI est fort et comme prévu les surfaces de projection du houppier mesurées sont des solutions acceptables de *Sp* (figure 5.32). Mais au stade jeune, aucune estimation de *Sp* par mesure directe n'est possible. Seule la méthode inverse peut en optimiser la valeur.

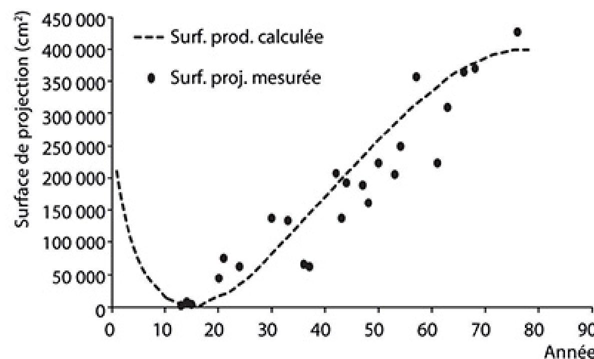



**Figure 5.32.** Comparaisons entre les valeurs de *Sh* estimées à partir des mesures des surfaces de projection des houppiers de l'érable (points) et les valeurs calculées *Sp* par méthode inverse (tirets) en ajustant les séries organiques des UC.

L'accord est satisfaisant entre la prévision et les observations. Pour les stades jeunes *Sp* n'est pas mesurable, mais sa valeur est calculable. Source : données Taugourdeau, CEF Canada).

## ⏩ À retenir

L'architecture d'une plante est caractérisée non seulement par l'empilement ordonné de ses axes végétatifs mais aussi par la matière végétale produite et par sa répartition dans la structure, celles-ci donnent aux organes leurs volumes et leurs dimensions. Ces processus sont le résultat de phénomènes complexes qui trouvent leur explication dans la biologie moléculaire, cependant impuissante à les quantifier à l'échelle des organes de la plante. Une fois que les connaissances botaniques et agronomiques requises pour modéliser le développement et la croissance au niveau du phytomère sont assimilées, seul un modèle mathématique adapté permet de suivre, par l'étude de son comportement, l'évolution de la croissance et de l'architecture sous la dépendance des paramètres du système. Dans le modèle GreenLab, on utilise des opérateurs qui dénombrent les organes produits, calculent leur volumes, donnent la production de la plante et visualisent son architecture. Ils permettent d'étudier le comportement du modèle pendant la croissance.

L'architecture de toute plante répondant aux critères de l'âge physiologique peut être décomposée en séries organiques, celles-ci contenant la mémoire de la croissance. Les méthodes inverses (chapitre 11) s'appuient sur cette notion très pratique pour échantillonner les mesures sur les plantes d'une façon optimale. La notion ne dépend pas de la complexité du modèle architectural, mais seulement des types d'axes engendrés par l'âge physiologique des méristèmes. Les cimes et les séries organiques peuvent être échantillonnées et mesurées à partir de sondages dans l'architecture, alors que les compartiments doivent être complets pour leur utilisation dans les modèles de cultures, ce qui est en défaut dès que la senescence s'installe dans le développement.

Le nombre d'organes produits par le développement suit une cinétique qui est forcée par les règles de l'automate botanique. La production de biomasse calculée par le modèle dynamique dépend de l'interception de la lumière par les feuilles.

Si chaque feuille de la plante est éclairée dans sa totalité, la production est proportionnelle à la surface foliaire. C'est la « croissance libre ». Le comportement en croissance du modèle dépend alors d'une simple formule :

$$\frac{E}{A} \cdot \left(\frac{t_x+1}{2} + t_a - t_x\right) \;>\; = 1\,\text{ou} \;\; < 1$$

Dans cette expression, le coefficient *A* dépend de l'efficience climatique et des fonctions puits et des allométries du modèle. Les paramètres $t_a$ et $t_x$ désignent les durées de fonctionnement de la feuille et d'expansion des organes. *E* est la valeur de la radiation. Si l'expression est plus grande que 1, la croissance est exponentielle. Si elle est plus petite, la croissance s'amortie et s'arrête. L'égalité dans l'expression assure une croissance avec un équilibre métastable. Cette formule, indépendante du modèle architectural, permet d'identifier le rôle des paramètres dans le processus de croissance et de confirmer le bon fonctionnement du programme de simulation, même pour des architectures complexes.

Quand les feuilles finissent par se recouvrir (auto-ombrage), la production par cycle devient limitée par *Sp* selon la formule : $Q\left(t\right) \leq \frac{E \cdot Sp}{r}$ ; c'est la « croissance limitée ». Au départ, la croissance est exponentielle comme précédemment, puis devient constante. Le paramètre *Sp* désigné comme la surface de production dépend évidemment du modèle architectural, de son port qui étale plus ou moins le houppier. Pour les grandes cultures avec une densité forte *d*, la surface disponible par plante tend vers *Sd* = 1/*d*. Le calcul de *Sp* donne sur les plantes étudiées : *Sp* ≈ *Sd*, ce qui est une validation du modèle proposé. Dans le cas des faibles densités, *Sp* n'est pas constant pendant la croissance et il faut lui donner une forme en U empirique pour suivre son évolution.

Le paramètre *Sp* permet de contourner une pierre d'achoppement des modèles de culture et des modèles structure-fonction à savoir le calcul de l'interception de la lumière par le feuillage pour évaluer la biomasse créée par la photosynthèse. Dans les premiers on utilise la loi de Beer-Lambert au niveau du peuplement au $m^2$. Mais celle-ci ne fonctionne bien que lorsque la densité est homogène et que les plantes recouvrent le sol. Dans les stades jeunes, les modèles de cultures doivent tenir compte des espaces vides entre plantes en utilisant des coefficients culturaux empiriques à diverses phases du développement de la culture. Dans les seconds, on reconstruit une maquette informatique aussi fidèle que possible à l'architecture de la plante et on calcule l'interception de la lumière en utilisant des méthodes de lancer de rayon ou de radiosité. Ces méthodes ont un intérêt académique mais elles ne peuvent être utilisées en pratique du fait de leur lourdeur.

Le modèle GreenLab prend en compte l'influence de la graine. Toutefois, son influence est faible sur la croissance si la densité de plantation est élevée.

La méthode de la surface de production assure aussi le passage de la plante au peuplement et donc la jonction entre un modèle structure-fonction et un modèle de culture (chapitre 13).

Ce chapitre montre aussi que le modèle GreenLab trouve des validations agronomiques convaincantes, notamment pour l'influence des paramètres et le comportement du modèle. Le principe de l'identification des paramètres des fonctions sources-puits et la confrontation avec la réalité fait l'objet des chapitres 11, 12, 13. Ici, seul le cas du développement déterministe a été abordé. Dans la réalité, le modèle déterministe ne se rencontre guère que sur des plantes monocaules comme des maïs. On verra que le développement stochastique qui est la règle chez les plantes ramifiées, traité au chapitre 6, ne change pas notablement les résultats obtenus sur le comportement du modèle pendant la croissance dans le cas déterministe. Les aléas ne touchent que localement l'organisation des structures et les résultats obtenus sur le comportement du modèle déterministe resteront valides.

# Chapitre 6

# Modélisation de la croissance végétale, les opérateurs de croissance : cas stochastique

PHILIPPE DE REFFYE, MENGZHEN KANG

Daniel Auclair, Hua Jin, Natacha Motisi ont aussi contribué au chapitre

Les plantes cultivées sur une seule tige de façon naturelle en champ comme le palmier, le maïs, le tournesol, ou de façon artificielle en serre (plante taillée comme la tomate, le concombre), ont un développement considéré comme déterministe. Le méristème terminal a un fonctionnement régulé par le temps thermique (chapitres 1, 2 et 5) et la tige produit un nombre fixe de phytomères pour une période de développement donnée. En revanche, les plantes ramifiées ont le plus souvent un développement dans lequel le hasard semble omniprésent. Les axes végétatifs de mêmes âges chronologique et physiologique produisent un nombre de phytomères variable. La présence des ramifications à l'aisselle des feuilles paraît aléatoire ; les axes peuvent avorter à tous les stades de leur développement d'une façon imprévisible.

Le développement stochastique dû à l'activité des méristèmes a été modélisé selon les processus décrits dans les chapitres 2 et 4. Dans le chapitre 3, on a défini la structure potentielle comme une structure qui contient toutes les réalisations possibles des phytomères, compte tenu des potentialités déterminées par l'automate botanique qui produit séquentiellement et alternativement, soit des entités botaniques sous forme de phytomères, soit des pauses. Il s'agit désormais d'associer une croissance à cette structure potentielle et d'étudier l'impact du développement stochastique sur l'expansion des séries organiques. Comment aborder les croissances continue ou rythmique ? Comment se comporte un peuplement de plantes simulées vis-à-vis du développement stochastique ? Comment utiliser la structure potentielle pour étudier la croissance moyenne du peuplement ? Ces questions forment le sujet de ce chapitre. Les résultats présentés ici le sont pour la première fois, ce qui explique l'absence de bibliographie. Des premiers résultats ont été publiés par Kang (2012) et De Reffye (2012).

## ⏩ Développement stochastique et croissance des axes

Le moteur écophysiologique de croissance du modèle GreenLab, tel que défini dans le chapitre 5, n’est pas stochastique. Les relations sources-puits s’écrivent comme un système dynamique déterministe aux différences finies dont la taille augmente à chaque cycle de développement.

Mais le développement stochastique qui perturbe la demande apporte des irrégularités dans la production de biomasse et dans le volume des organes produits le long des axes végétatifs (séries organiques). Ainsi, le volume observé des phytomères ne croit pas continument de l’apex des branches à leur base. Les pauses aléatoires du fonctionnement des méristèmes font que des organes de même rang à partir du sommet peuvent avoir des volumes variables, car l’âge du phytomère ne correspond plus à son rang d’insertion sous l’apex. Dans ce qui suit le cycle de croissance et le cycle de développement sont de même durée du point de vue temps thermique, compte tenu qu’il peut y avoir croissance sans développement mais non l’inverse.

Lorsqu’une plante stochastique est simulée, les phytomères réalisés trouvent leurs places dans une structure chronologique qui est un sous-ensemble de la structure potentielle, elle se caractérise par une alternance aléatoire de phytomères et de pauses. Cette structure chronologique n’est pas directement observable et sa représentation est interne au modèle. Seule la structure topologique est observable. Cette dernière résulte de la suppression des pauses des méristèmes. Dans la représentation topologique une bonne partie de l’information liée au temps du développement de la plante est perdue.




**Figure 6.1.** Stades morphologiques de l’apex d’une tige de caféier.

**a** : début de mise en place d’un nouveau phytomère issu d’une partie préformée dans le méristème. **b** : le nouveau phytomère est en expansion. **c** : la croissance du nouveau phytomère est terminée. Le méristème fabrique un nouveau phytomère préformé invisible, dont l’expansion se fera au cycle de développement suivant. Ce phénomène touche tous les apex de la structure

ramifiée. En général, dans le cas de la croissance continue, les apex sont dans tous les états morphologiques possibles (a, b, ou c). Photos © S. Sabatier, Cirad.

Si l'on fait un grand nombre de simulations et que l'on additionne les structures chronologiques obtenues dans la structure potentielle, leur empilement finira par occuper tous les emplacements réservés aux phytomères dans cette structure. Chaque emplacement sera rempli en moyenne proportionnellement au nombre de simulations multiplié par la probabilité d'obtenir un phytomère à cet emplacement (chapitre 3 figure 3.29). Les pauses des méristèmes ont deux origines possibles : structurelles ou aléatoires (chapitre 1). Elles affectent le développement des axes mais aussi la croissance des organes : les feuilles présentes assurent la photosynthèse et l'allocation de la biomasse aux organes existants se poursuit que les méristèmes soient actifs ou bien en pause.

Dans ce chapitre, on étudie l'influence de la répartition des pauses des méristèmes sur la croissance, d'abord avec le cas déterministe correspondant au rapport de rythme avec des pauses structurelles et ensuite avec le cas stochastique correspondant au processus de Bernoulli avec des pauses aléatoires.

## ⏩ Croissance déterministe sous l'effet d'un développement des axes, continu et périodique

Le fonctionnement rythmique des méristèmes peut être traduit par une série périodique de 1 et 0 qui conditionne la création des phytomères (chapitre 2). Dans la croissance déterministe, le rythme n'est pas lié à la fabrication d'unités de croissance comme pour le cas des arbres. La croissance reste continue. Si $w$ est le rapport de rythme, pour que la croissance ne s'arrête pas, il faut que la durée de fonctionnement des feuilles $t_a$ vérifie $t_a > 1/w$. En l'absence d'un compartiment réserve, il faut que la durée de fonctionnement des feuilles soit plus grande que celle séparant l'apparition de deux phytomères successifs pour que de nouvelles feuilles prennent le relais et assurent la production de biomasse avant que les feuilles précédentes ne cessent leur activité. On étudie ici l'influence du rythme sur la croissance libre et on cherche les conditions d'équilibre de la production de biomasse. On a vu (chapitre 5) que la relation :

$$E \cdot \frac{n_a}{A} \cdot \left(\frac{t_x+1}{2} + t_a - t_x\right) = 1 \quad (1)$$

donne les conditions de l'équilibre pour la production de biomasse en croissance libre. $E$ est le facteur climatique, $n_a$ le nombre de feuilles par phytomère. Le paramètre $t_a$ désigne la durée de fonctionnement des feuilles, $t_x$ la durée d'expansion des organes. Le paramètre $A$ vaut : $A = r \cdot \varepsilon \cdot P_p$ où $r$ est la résistance

des feuilles, $\varepsilon$ leur épaisseur et $P_p$ le puits du phytomère (somme des puits des organes constituant le phytomère).

Dans le cas d'une plante monocaule, la croissance ne peut se stabiliser car le nombre de feuilles fonctionnelles (et donc la demande) oscille en fonction du rythme, du fait de leur mise en place ou de leur suppression. Néanmoins, si l'équation (1) est vérifiée, ces oscillations sont en général stables et périodiques comme illustré dans la figure 6.2.

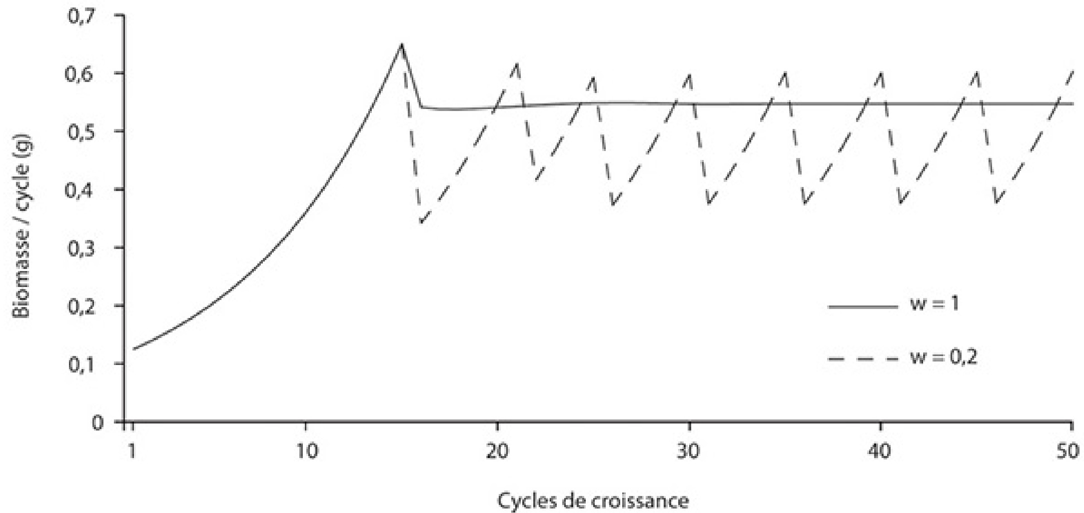



**Figure 6.2.** Croissance libre d'une tige non ramifiée dont le méristème possède un rythme.

La courbe en trait plein correspond à $w$ = 1 et la courbe en pointillé à : $w$ = 0,2. On a : $r$ = 80, *Sp* très grand, $t_a = t_x = 15$ et les puits des feuilles et des entrenœuds sont égaux à 1. La condition d'équilibre de la biomasse $\frac{(t_a+1)}{2} \cdot \frac{E}{A} = 1$ est vérifiée. Cependant, du fait de la variation du nombre de feuilles actives sur la tige, la production de biomasse oscille autour d'un équilibre. Pour certaines valeurs de *w,* si $t_a$ est petit, on observe en simulation que les oscillations peuvent diverger lentement d'une façon croissante ou décroissante, ou être stables le plus souvent.

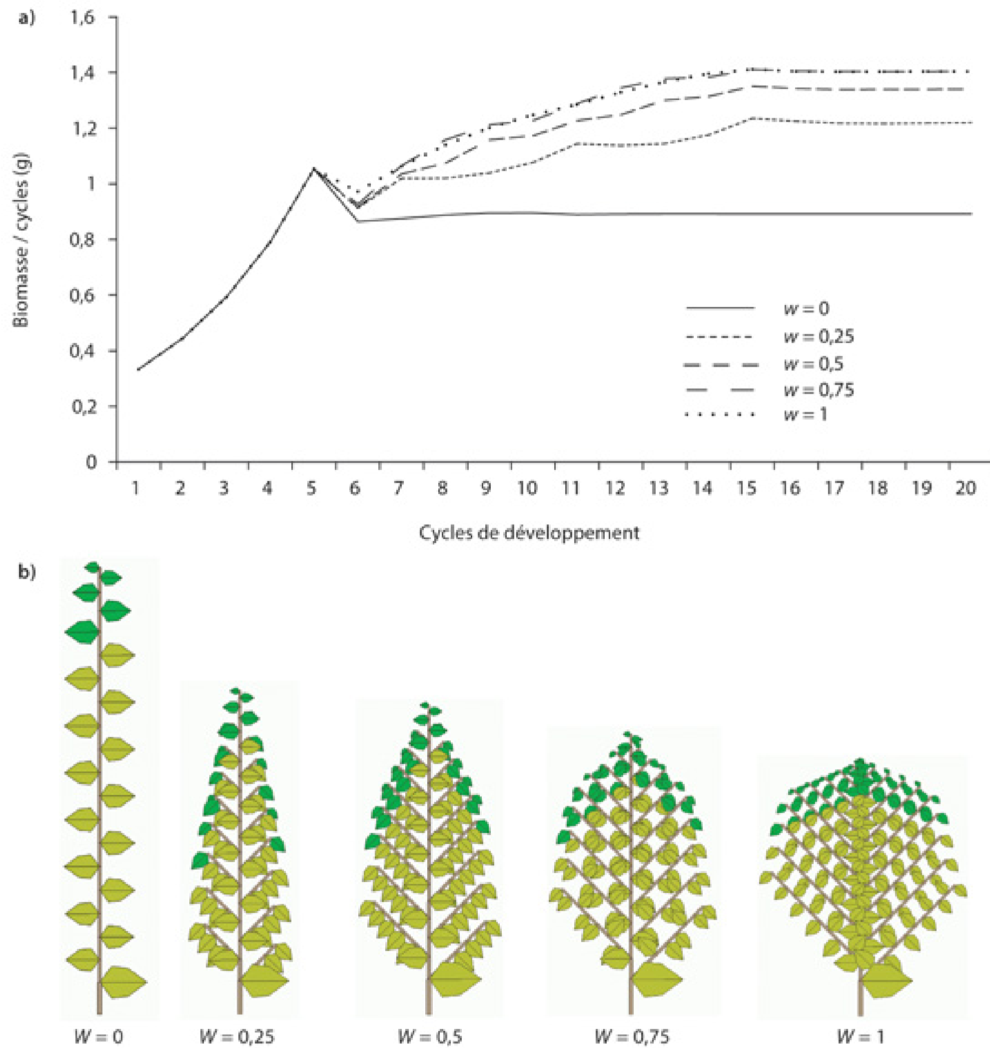



**Figure 6.3.** Production du modèle ramifié avec des branches dont le développement est borné à *t*2 = 10 CD pour différents rapports de rythme.

Les valeurs des paramètres sont *r* = 30, $t_a = t_x = 5$, les puits des organes sont constants et égaux à 1. Au bout de *t*2 + 1 CD, la demande se stabilise. La condition d'équilibre $\frac{(t_a+1)}{2} \cdot \frac{E}{A} = 1$ est vérifiée pour chaque cas, elle ne dépend donc pas du rapport de rythme *w* qui vaut ici respectivement : *w* = 1, 0,75, 0,5, 0,25, 0,0. La figure **a** montre que la production de biomasse est une fonction croissante de *w*. La courbe la plus basse correspond à *w* = 0 (tige non ramifiée) et la plus haute à *w* = 1. Le rapport *Q/D* est une fonction décroissante de *w*. La figure **b** illustre cette conséquence, plus *w* est petit plus la plante est haute car plus les organes sont gros, mais moins elle produit.

Dans le cas d'un modèle ramifié dont les branches ont un développement borné, les oscillations disparaissent car la demande devient constante lorsque la première branche mise en place a atteint sa longueur maximum (figure 6.3). L'équation 1 donne toujours les conditions d'existence de l'équilibre de production en croissance

libre dans ce cas (ces conditions sont indépendantes de *w*). Le niveau de la production de biomasse à l'équilibre décroit avec *w*.

## ⏩ Croissance sous l'effet d'un développement des axes, continu et stochastique

Le fonctionnement stochastique des méristèmes a un effet sur le nombre de phytomères produits par une plante. Celui-ci est variable d'une plante à l'autre pour une même période de temps pendant sa croissance. La demande ne peut atteindre un équilibre stable et la production va fluctuer. Les probabilités qui affectent le fonctionnement des méristèmes (processus de Bernoulli, mortalité, ramification) participent à la perturbation de la production de la biomasse. Chaque plante simulée a donc un devenir particulier ; mais qu'en est-il pour celui de la moyenne de la population ? Il s'agit ici d'établir un modèle théorique qui calcule les valeurs vers lesquelles converge la moyenne des simulations stochastiques. Ce modèle est fourni par la structure potentielle.

### Croissance de la structure potentielle

La structure potentielle a été définie au chapitre 3 comme la structure qui contient toutes les réalisations possibles des simulations stochastiques en mode chronologique. Elle est donc déterministe. Chaque phytomère de cette structure a une probabilité de réalisation qui est calculée à partir des probabilités de fonctionnement des méristèmes. La demande de la plante est la somme des puits des phytomères multipliés respectivement par leurs probabilités d'existence. Faire croître une structure potentielle est donc équivalent à faire croitre une structure déterministe, mais la demande inclut désormais les probabilités relatives au fonctionnement des méristèmes.

### Étude du modèle stochastique d'une plante monocaule en croissance libre selon un processus de Bernoulli

On simule ici la croissance d'une tige non ramifiée dont les feuilles fonctionnent sur $t_a$ cycles et dont les phytomères ont une expansion sur $t_x = t_a$ cycles avec des puits constants sur la période d'expansion (on pose la valeur des puits à $p = 1$ pour la feuille et l'entrenœud). Le méristème met en place les phytomères avec une probabilité $b$ à chaque cycle de développement.

On procède à $N$ simulations sur une durée de $t$ cycles, ce qui génère $N$ structures avec des distributions de phytomères et de biomasse simulées. En moyenne, il y aura évidemment pour chaque rang sur les structures chronologiques, un certain nombre de phytomères réalisés dont la biomasse moyenne s'obtient à partir de la somme des biomasses en la divisant par leur nombre. On a vu au chapitre 4 que pour l'âge chronologique $N$ en cycles, il y a $N + 1$ classes de structures topologiques qui ont le même développement avec $x$ phytomères ($0 \leq x \leq N$) dont les effectifs $n(x)$ sont donnés par la loi binomiale :

$$n(x) = N \cdot C_N^x \cdot b^x \cdot (1-b)^{N-x}$$

En revanche, toutes les tiges ont une croissance différente, car l'emplacement des pauses compte.

Une fois les pauses des structures chronologiques supprimées, il y a $2^N$ structures morphologiques (les tiges) différentes du point de vue des séries organiques.

## Croissance de la structure potentielle, demande potentielle

Dans la plante monocaule, la structure potentielle se simplifie en un simple axe de développement potentiel. Tous les phytomères de cet axe ont une probabilité d'existence $b$. On prend en compte cette probabilité d'existence pour écrire les équations du fonctionnement de l'axe potentiel au cours de sa croissance. Dans cet axe théorique, tous les phytomères sont fabriqués, à la différence d'une simulation stochastique pour laquelle la réalisation des phytomères est aléatoire. La demande de l'axe potentiel est exprimée en pondérant le puits des organes par la probabilité d'existence $b$ du phytomère correspondant. Les valeurs théoriques attendues sont indicées avec le symbole $\theta$.

Ainsi, la demande potentielle peut s'écrire au cycle de développement $t$ :

$$D^\theta(t) = b \cdot t_a \cdot P_p \text{ avec } t > t_a$$

$P_p$ est le puits du phytomère (somme des puits de ses organes constituants) supposé ici constant sur une durée $t_x = t_a$ en cycles. On remarque que la demande potentielle du cas stochastique est plus petite que la demande du cas déterministe avec $b = 1$. L'équation de la croissance potentielle en mode libre ($Sp$ très grand) s'écrit donc :

$$Q^\theta(t) = \frac{E}{A} \cdot \left( \sum_{i=t-t_a+1}^{t} \sum_{j=i}^{n} b \cdot \frac{Q^\theta(j-1)}{\sum_{k=j}^{t} P_p} \right) \qquad (t > t_a)$$

Le paramètre $b$, comme on peut le voir, se simplifie, ce qui donne :

$$Q^{\theta}(t) = \frac{E}{A} \cdot \left( \sum_{i=t-t_a+1}^{t} \sum_{j=i}^{n} \frac{Q^{\theta}(j-1)}{\sum_{k=j}^{t} P_p} \right) \qquad (t > t_a)$$

La croissance n'est donc pas affectée par le développement stochastique. Elle est égale à celle produit par le développement déterministe avec $b = 1$. Notons que si la production n'est pas touchée le volume des organes potentiels est d'autant plus grand que la demande est petite.

Cependant, affecter une probabilité $b$ de développement au premier cycle présente un inconvénient dans la simulation de la croissance stochastique, non visible sur la croissance de l'axe potentiel. La germination des plantes simulées devient désynchronisée. Pour synchroniser le début de croissance des plantes, on force $b = 1$ pour le premier cycle, pour les autres, $b$ garde sa valeur nominale. Le processus de germination est ainsi découplé du fonctionnement du méristème, ce qui est réaliste d'un point de vue biologique. Ce petit changement fait dépendre la valeur de la production du paramètre $b$ dont on ne donne pas le détail ici.

Compte tenu de cette modification, on établit les résultats théoriques suivants pour $t$ cycles de développement.

Tant que $t \leq t_a$, la production de la plante potentielle ne dépend pas du paramètre $b$ et est égale à celle du cas déterministe avec $b = 1$.

Si $t > t_a$, la production de la plante stochastique potentielle sera inférieure à la plante déterministe. Les conditions permettant d'avoir une production potentielle limite $QL$ à l'équilibre sont les mêmes que pour le cas déterministe et sont donc indépendantes du paramètre $b$. Il suffit que l'équation $\frac{E}{A} \cdot \frac{t_a+1}{2} = 1$ soit vérifiée. $QL$ est une fonction croissante de $b$. La figure 6.4 montre l'influence de $b$ qui reste malgré tout assez faible, sur la production dans le cas de la croissance libre.

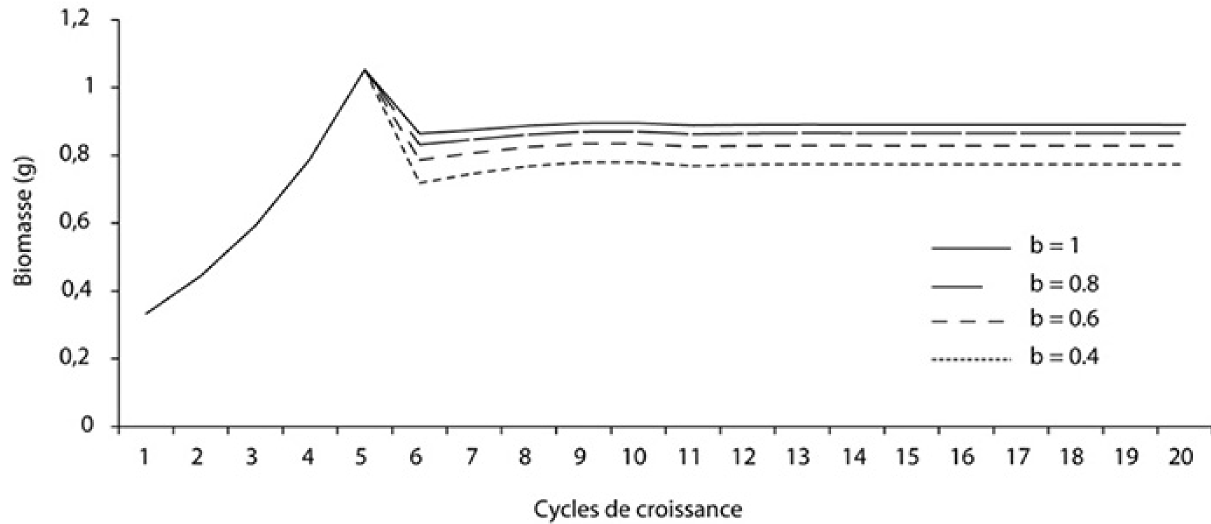



**Figure 6.4.** Influence du paramètre *b* sur la croissance stochastique de la plante monocaule en mode libre.

Les paramètres de la plante sont $t_a = t_x = 5$, les puits des entrenœuds et des feuilles sont égaux à 1. Les autres paramètres fonctionnels sont $\varepsilon = 0{,}05$, $r = 30$, *Sp* très grand, avec un environnement normalisé à $E = 1$. Ces valeurs de paramètres assurent l'égalité : $\frac{E}{A} \cdot \frac{t_a+1}{2} = 1$ qui donne les conditions de l'atteinte d'un équilibre en production. Le trait plein correspond à $b = 1$ qui est le cas déterministe, les traits en pointillé correspondent des valeurs décroissantes de *b* (0,8, 0,6, 0,4). L'équilibre de production dépend de la valeur de *b*.

Il n'a pas été possible pour l'instant de calculer par une formule la valeur limite de biomasse produite *QL* atteinte à l'équilibre en fonction des paramètres si $t_x > 1$. Il faut donc faire fonctionner l'équation de récurrence de la production jusqu'à la stabilisation, ce qui donne la valeur *QL*.

## Comparaison entre la production potentielle et la moyenne des simulations stochastiques

On procède à des simulations stochastiques de la plante monocaule dont le paramètre de Bernoulli prend la valeur $b = 0{,}7$. À chaque cycle, un phytomère peut se former ou bien une pause se produire. Pour chaque simulation *s* d'un échantillon de *N* plantes, la biomasse $Q(t,s)$ et la demande $D(t,s)$ vont prendre au cycle de développement *t* des valeurs aléatoires dépendant de la répartition des pauses dans le processus de Bernoulli. Pour chaque cycle *t*, on effectue la moyenne des productions $QS(t) = \frac{\sum_s Q(t,s)}{N(t,s)}$ et des demandes $DS(t) = \frac{\sum_s D(t,s)}{N(t,s)}$ sur l'échantillon simulé. $N(t,s)$ est le nombre de réalisations de phytomères pour le couple $(t,s)$. On s'intéresse à l'évolution des moyennes des $QS(t)$ et $DS(t)$ simulées

comparées aux valeurs théoriques $Q^{\theta}(t)$ et $D^{\theta}(t)$ respectives fournies par la plante potentielle.

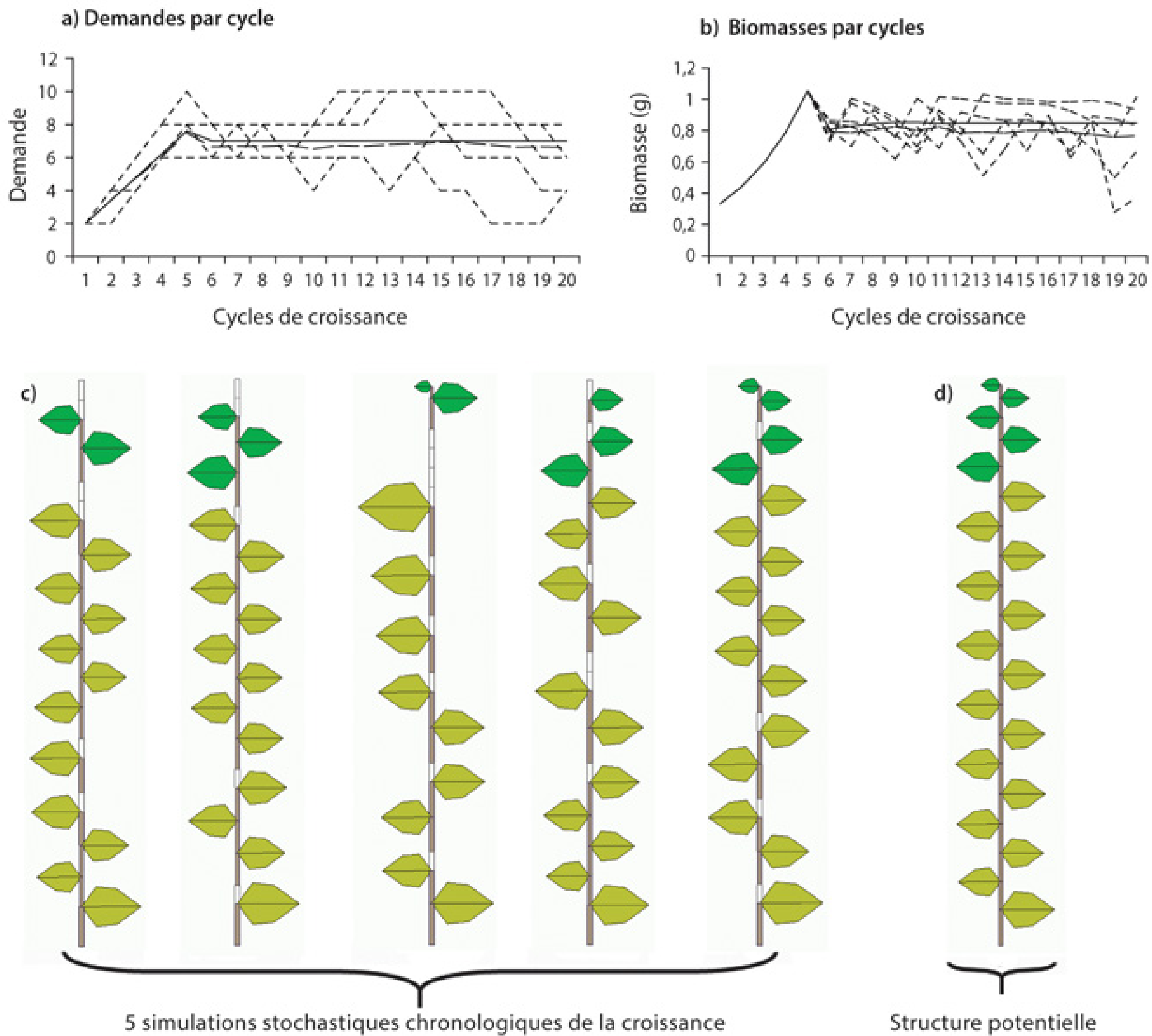



**Figure 6.5.** Simulations en mode chronologique et en croissance libre (*Sp* très grand) de la croissance stochastique d'une plante monocaule.

Les durées de fonctionnement et d'expansion des organes sont $t_a = t_x = 5$. La résistance est fixée à $r = 30$, *Sp* très grand, et l'épaisseur de la feuille à $\varepsilon = 0{,}05$. La valeur de la probabilité du processus de Bernoulli est fixée à $b = 0{,}7$. Les moyennes de 100 simulations des demandes **(a)** et des productions de biomasse par cycle **(b)** des phytomères obtenues par cycle de croissance (traits pointillés épais) sont comparées avec les données fournies par la croissance potentielle (trait plein). Tant que l'âge de la plante $t$ n'a pas dépassé l'âge de fonctionnement des feuilles $t_a$, malgré une fluctuation des demandes individuelles, la production par plante est identique. Au-delà de $t_a$, les productions individuelles (en pointillés fins) varient mais on constate que les valeurs moyennes simulées (gros pointillés) se stabilisent et sont proches des valeurs potentielles homologues. Les valeurs de 5 simulations individuelles aléatoires pour les demandes et les biomasses produites par cycle affichées (traits pointillés fins **(a et b)**, dont les structures sont représentées en mode chronologique **(c)**, montrent de fortes oscillations. La condition d'équilibre de la biomasse

$\frac{(t_a+1)}{2} \cdot \frac{E}{A} = 1$, appliquée aux structures déterministes s'applique aussi à la structure potentielle considérée comme la limite vers laquelle tendent les moyennes en biomasse des simulations des axes de développement pour chaque cycle. Sur la figure **c**, les pauses aléatoires alternent avec les phytomères créés dans les structures chronologiques. La figure **d** montre la structure potentielle correspondante.

Dans les figures 6.5a et 6.5b, on illustre les oscillations de la demande et de la production de biomasse d'une plante monocaule qui résultent de 100 simulations individuelles stochastiques avec un paramètre $b$ de Bernoulli, fixé à $b$ = 0,7. On compare les valeurs potentielles aux moyennes simulées pendant la croissance. La croissance potentielle et la demande potentielle s'accordent respectivement à la moyenne des croissances et celle des demandes simulées.

Cela peut se justifier. On procède à $N$ simulations stochastiques et on considère la simulation numérotée $s$. On se place dans le cas de la croissance libre avec une surface de production $Sp$, très grande, avec une graine de masse $Q(0,s) = Q0$ de valeur égale pour toutes les plantes. À chaque cycle $t$ au rang $i$ correspond la biomasse $q_o(i,t,s)$ d'un type d'organe ($o = a$, $e$ ou $f$) suivant que l'organe est une feuille, un entrenœud ou un fruit). Le vecteur $[q_o]$ n'est autre que la série organique chronologique des volumes des organes de type $o$ apparus à l'âge $i$ pour un axe d'âge chronologique $t$. Les réalisations des phytomères et des pauses de l'axe de développement de la simulation $s$ à l'âge chronologique $t$, sont stockées dans le tableau $Ar$ (chapitre 4). Selon la répartition des pauses dans la simulation de l'axe de développement la valeur de $Ar(i,s) = 0$ si le méristème n'a pas fonctionné au CD $i$ et le phytomère n'existe pas, ou bien $Ar(i,s) = 1$ s'il existe.

Pour chaque simulation stochastique $s$, rappelons que l'évolution de la série organique chronologique de type $o$ est contrôlée par le système suivant (chapitre 5) :

$$\begin{bmatrix} q_o(1,t,s) \\ q_o(2,t,s) \\ \vdots \\ q_o(t,t,s) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_o(1) & P_o(2) & \cdots & P_o(t) \\ 0 & P_o(1) & \cdots & P_o(t-1) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_o(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{Q0}{D(1,s)} \\ \frac{Q(1,s)}{D(2,s)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1,s)}{D(t,s)} \end{bmatrix} \quad (2)$$

La formule matricielle (2) montre que les variations de la demande $D(i,s)$ induisent des variations des volumes des organes des phytomères $q_o(i,t,s)$. Rappelons que

dans le cas de la croissance libre, la variable $Q(i,s)$ a une variance nulle tant que $t_x < t_a$ et qu'elle est faible si l'indice foliaire par plante est élevé dans le cas de la croissance limitée. C'est donc principalement l'effet $1/D(i,s)$ qui induit une variance sur la variable $q_o(i,t,s)$, d'autant plus qu'il s'agit du dénominateur et donc d'un comportement de type moyenne harmonique. Au rang $i$, il y a $n_o(i,t)$ phytomères non nuls pour la simulation des $N$ plantes dont la valeur vaut : $n_o(i,t) = N \cdot b$ en moyenne. La moyenne des séries organiques s'obtient par l'égalité :

$$\begin{bmatrix} \frac{\sum q_o(1,t,s)}{n_o(1,t)} \\ \frac{\sum q_o(2,t,s)}{n_o(2,t)} \\ \vdots \\ \frac{\sum q_o(t,t,s)}{n_o(t,t)} \end{bmatrix} = \frac{1}{N} \cdot \begin{bmatrix} P_o(1) & P_o(2) & \cdots & P_o(t) \\ 0 & P_o(1) & \cdots & P_o(t-1) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_o(1) \end{bmatrix} \cdot \sum \begin{bmatrix} \frac{Q0}{D(1,s)} \\ \frac{Q(1,s)}{D(2,s)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1,s)}{D(t,s)} \end{bmatrix}$$

Considérons l'approximation suivante :

$$\frac{\overline{Q(i-1)}}{\overline{D(i)}} = \frac{\sum_{s=1}^{N} Q(i-1,s)}{\sum_{s=1}^{N} D(i,s)} \approx \frac{1}{N} \sum_{s=1}^{N} \frac{Q(i-1,s)}{D(i,s)}$$

Que l'on peut écrire :

$$\begin{bmatrix} \frac{\overline{Q(0)}}{\overline{D(1)}} \\ \frac{\overline{Q(1)}}{\overline{D(2)}} \\ \vdots \\ \frac{\overline{Q(t-1)}}{\overline{D(t)}} \end{bmatrix} \approx \frac{1}{N} \cdot \sum \begin{bmatrix} \frac{Q0}{D(1,s)} \\ \frac{Q(1,s)}{D(2,s)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1,s)}{D(t,s)} \end{bmatrix}$$

En appelant $eQ(s)$ et $eD(s)$ les écarts respectifs de $Q(i-1,s)$ et de $D(i,s)$ aux moyennes $\overline{Q(i-1)}$ et $\overline{D(i)}$, on peut écrire :

$$\frac{\sum_{s=1}^{N} Q(i-1,s)}{\sum_{s=1}^{N} D(i,s)} \approx \frac{1}{N} \cdot \sum_{s=1}^{N} \cdot \frac{\overline{Q\left(i-1\right)}}{\overline{D\left(i\right)}} \cdot \left(\frac{1+eQ\left(s\right)}{1+eD\left(s\right)}\right)$$

Par définition, la somme des écarts *e* est nulle et si les termes carrés en $e^2$ sont négligeables devant les termes en *e*, l'approximation est vérifiée car :

$$\frac{1}{N} \cdot \sum_{s=1}^{N} \frac{\overline{Q\left(i-1\right)}}{\overline{D\left(i\right)}} \cdot \left(1+eQ\left(s\right)-eD\left(s\right)\right) \rightarrow \frac{1}{N} \cdot \sum_{s=1}^{N} \frac{\overline{Q\left(i-1\right)}}{\overline{D\left(i\right)}} = \frac{\overline{Q(i-1)}}{\overline{D(i)}}$$

Comme le problème lié à l'approximation vient essentiellement du dénominateur, pour que cette approximation soit bien vérifiée, on doit avoir :

$$\frac{1}{\overline{D(i)}} \approx \frac{1}{N} \cdot \sum_{s=1}^{N} \frac{1}{D\left(i,s\right)} \text{ avec } \overline{D\left(i\right)} = \frac{1}{N} \cdot \sum_{s=1}^{N} D\left(i,s\right),$$

c'est-à-dire que la moyenne arithmétique des $D(i,s)$ doit être proche de leur moyenne harmonique. Cela n'est vérifié de manière exacte que si tous les $D(i,s)$ sont égaux. Autrement, l'approximation est d'autant meilleure que le coefficient de variation de la demande $D(i,s)$ est petit. À titre d'exemple, supposons que $D(i,s)$ se distribue selon une loi normale $N(\mu,\sigma)$ avec : $\mu = 20$ et $\sigma = 2{,}5$ simulée sur 10000 tirages. Le coefficient de variation vaut $\sigma/\mu = 12{,}5$ %.

On obtient :

$$\frac{1}{D^{\theta}(i)} = 0{,}05 \text{ et } \frac{1}{10000} \times \sum_{s=1}^{N} \frac{1}{D\left(i,s\right)} = 0{,}0508,$$

ce qui donne une précision inférieure à 1 %, très suffisante. En général, dans le modèle GreenLab, cette approximation est presque toujours valide, car les coefficients de variations des biomasses et des demandes sont inférieurs à 20 % ce qui permet à l'approximation de bien fonctionner. En définitive, c'est l'accord constaté entre les simulations et le calcul qui la cautionne.

En revenant à l'évolution de notre série organique et en remplaçant les éléments par leurs valeurs, on obtient la série organique moyenne d'éléments $\overline{q_o(k,t)} = \frac{\sum q_o(k,t,s)}{n_o(k,t)}$ dont la croissance est assurée par l'opérateur :

$$\begin{bmatrix} \overline{q_o(1,t)} \\ \overline{q_o(2,t)} \\ \vdots \\ \overline{q_o(t,t)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_o(1) & P_o(2) & \cdots & P_o(t) \\ 0 & P_o(1) & \cdots & P_o(t-1) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_o(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{\overline{Q0}}{\overline{D1}} \\ \frac{\overline{Q1}}{\overline{D2}} \\ \vdots \\ \frac{\overline{Q(t-1)}}{\overline{D(t)}} \end{bmatrix} \quad (3)$$

Par ailleurs, dans le calcul de la croissance de l'axe de développement potentiel, la demande est le produit scalaire entre les puits des organes et les probabilités respectives d'existence des phytomères (formule 3). Les valeurs théoriques attendues sont indicées avec la lettre $\theta$.

$$\begin{bmatrix} q_o^\theta(1,t) \\ q_o^\theta(2,t) \\ \vdots \\ q_o^\theta(t,t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_o(1) & P_o(2) & \cdots & P_o(t) \\ 0 & P_o(1) & \cdots & P_o(t-1) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_o(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{Q^\theta(0)}{D^\theta(1)} \\ \frac{Q^\theta(1)}{D^\theta(2)} \\ \vdots \\ \frac{Q^\theta(t-1)}{D^\theta(t)} \end{bmatrix} \quad (4)$$

Si l'approximation est valide, on a pour la simulation et le calcul : $\frac{\overline{Q(i-1)}}{\overline{D(i)}} \approx \frac{Q^\theta(i-1)}{D^\theta(i)}$On observe que la moyenne des séries organiques chronologiques obtenues par simulation stochastique est une bonne approximation de la série organique théorique obtenue à partir de la structure potentielle :

$$\begin{bmatrix} \overline{q_o(1,t)} \\ \overline{q_o(2,t)} \\ \vdots \\ \overline{q_o(t,t)} \end{bmatrix} \approx \begin{bmatrix} q_o^\theta(1,t) \\ q_o^\theta(2,t) \\ \vdots \\ q_o^\theta(t,t) \end{bmatrix} \quad (5)$$

Ceci se vérifie clairement sur la plante monocaule simulée en figure 6.7a.

### Organisation des séries organiques topologiques sur les axes végétatifs

Dans le cas de la simulation stochastique, la structure chronologique est l'entité théorique où alternent les phytomères et les pauses selon les réalisations des méristèmes, ce qui donne des séries organiques chronologiques. Le rang d'un phytomère à partir du sommet dans cet axe théorique correspond à son âge. Les séries organiques topologiques sont le résultat visible obtenu à partir de la suppression des pauses dans la structure chronologique, et qui correspond à l'axe végétatif observé. Chaque phytomère peut être repéré selon son rang par rapport à la base ou au sommet de l'axe végétatif réalisé mais ce rang ne correspond plus à une position précise dans la série chronologique et donc à l'âge du phytomère. Ainsi, au rang $k$ à partir du sommet, l'âge du phytomère est distribué selon une loi binomiale négative $BN(k, b)$ qui est tronquée par l'âge de l'axe. L'âge du phytomère devient $k + x$ où $x$ est le nombre de pauses intercalaires avant d'obtenir le rang $k$ ($x$ varie de zéro à l'âge maximal de l'axe). Les séries organiques topologiques simulées sont le résultat de la distribution des pauses sur l'axe végétatif. Ainsi, un organe situé au sommet d'un axe peut être petit si le phytomère porteur est en début d'expansion, ou grand si le phytomère porteur est âgé à cause des pauses successives du méristème terminal (figure 6.1).

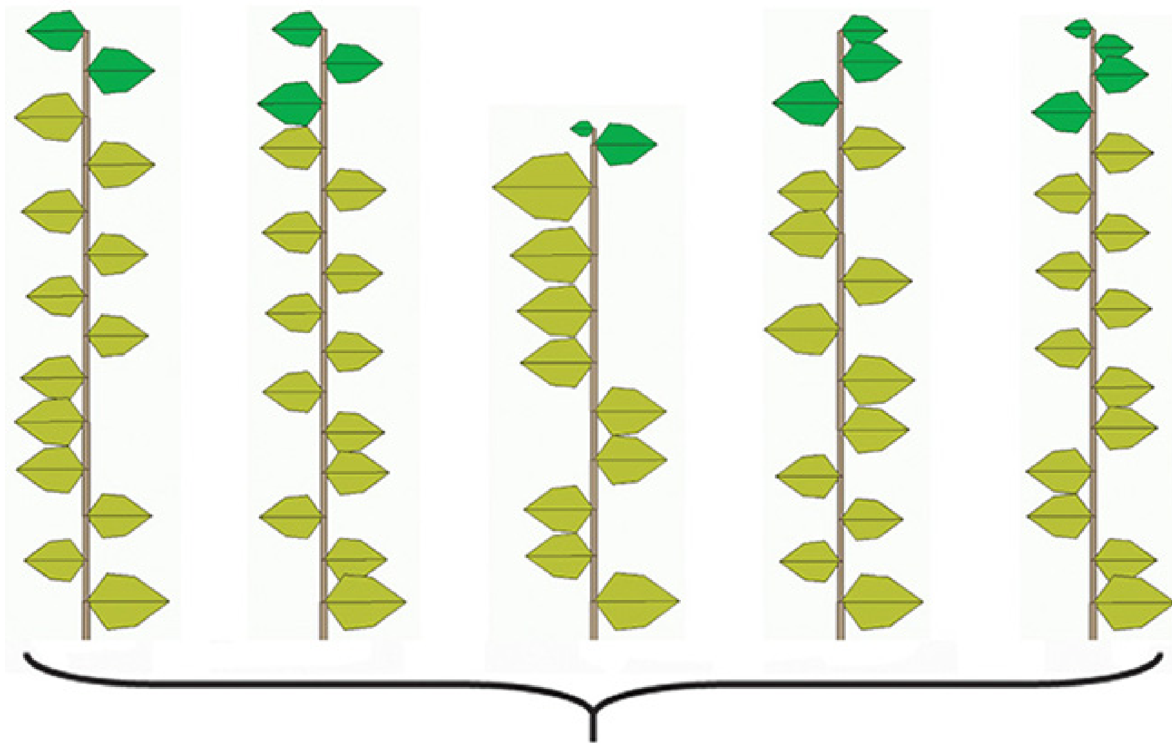


**Figure 6.6.** Séries organiques topologiques engendrées par les séries chronologiques de la figure 6.5c.

L'effet des pauses des méristèmes se voit aisément sur la taille des feuilles terminales et la perturbation de la phyllotaxie alterné de la plante simulée indexée ici sur le rang dans la série chronologique.

Lorsqu'on fait la moyenne des poids des organes $\overline{q_o(k,t)}$ situés au phytomère de rang *k* à partir du sommet des axes végétatifs stochastiques simulés, on doit la comparer à la somme des valeurs $q_o(k + x,t)$, prises sur l'axe potentiel à la position $k + x$ à partir du sommet multiplié par la valeur de la probabilité d'obtenir *x* pauses et qui est donnée par loi binomiale négative $BN(k, b)$ tronquée.

Par exemple, l'âge d'un phytomère placé au rang 3 peut être égal à 3, si $x = 0$, i.e. s'il n'y a pas eu de pause, ce qui se produit avec la probabilité $C_3^0 b^3 \times (1-b)^0$ ; il peut être de 4, si $x = 1$, i.e. s'il y a eu une pause, ce qui se produit avec la probabilité $C_4^1 b^3 \times (1-b)^1$ ; il est de 5, si $x = 2$, i.e. deux pauses, avec la probabilité $C_5^2 b^3 \times (1-b)^2$ etc., jusqu'à l'âge de l'axe.

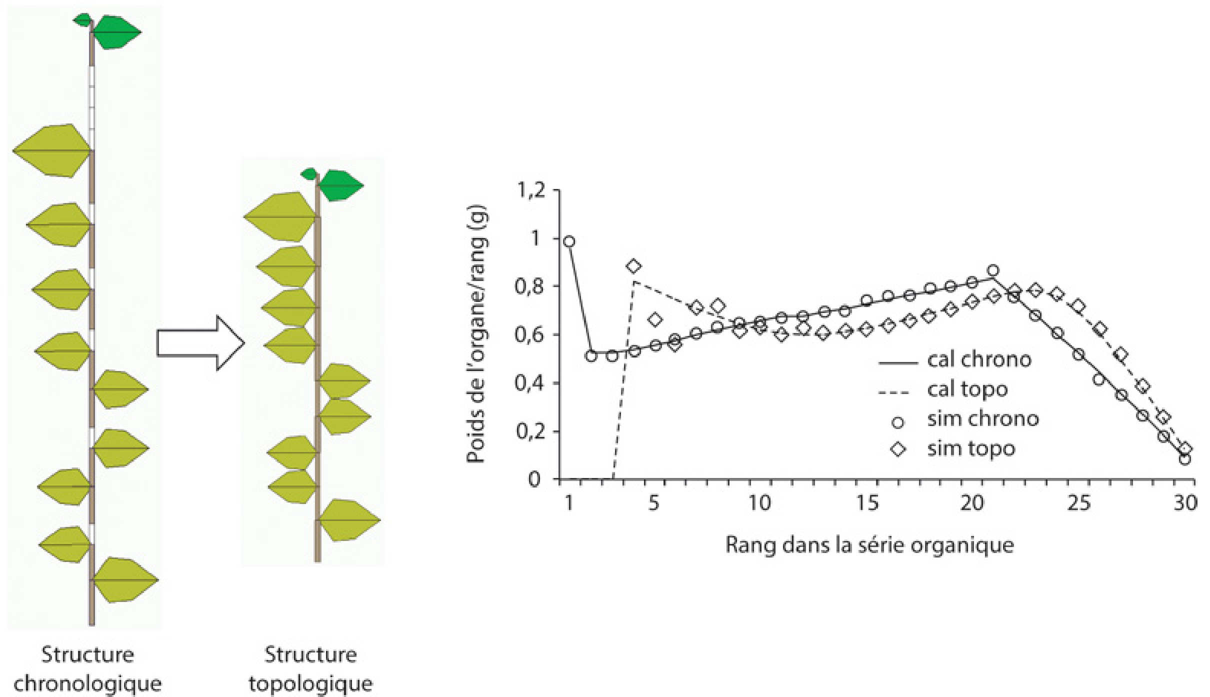



**Figure 6.7.** Structures topologiques issues de la compression des structures chronologiques après la suppression des pauses.

Comparaison entre la moyenne de 100 simulations avec 30 cycles de développement de séries organiques chronologiques (○) et la distribution théorique (ligne pleine) selon le rang dans la structure potentielle. L'accord résulte de la bonne approximation fournie par la formule (5).

Comparaison entre la moyenne selon les rangs des séries organiques topologiques (◊) triées à partir du sommet (après suppression des pauses dans les séries chronologiques respectives) et la distribution théorique (ligne tiret) qui utilise la loi binomiale négative et la structure potentielle. L'accord est satisfaisant, mais plus le rang est grand et moins il y a d'observations, ce qui affecte la précision sur la moyenne. On remarque que les organes triés selon le rang topologique sont plus gros que ceux selon le rang chronologique au voisinage du sommet, ce qui est dû au tassement des phytomères, après suppression des pauses.

La composition des probabilités de pauses multipliées par le poids de l'organe selon le rang à partir du sommet dans la série potentielle donne le poids de l'organe moyen selon le rang à partir du sommet dans la série topologique observée dans les simulations. On doit donc avoir en tenant compte de la troncature :

$$\overline{q_o(k,t)} \to \frac{\sum_{x=0}^{t} C_{k+x}^{x} \cdot b^k \cdot (1-b)^x \cdot q_o^{\theta}(k+x,t)}{1-\sum_{x=t+1}^{\infty} C_{k+x}^{x} \cdot b^k \cdot (1-b)^x}$$

La figure 6.7 montre l'adéquation entre les simulations stochastiques et le modèle théorique, pour les séries organiques chronologiques ou topologiques. Ainsi, le passage de la structure chronologique théorique à la structure topologique observée conduit à une transformation des données sur les séries organiques.

Ce résultat a une grande conséquence sur l'assimilation des données faites sur les plantes. Toute observation doit être traitée dans le cadre du modèle stochastique, si on veut calculer les relations sources-puits d'une plante à partir des observations faites sur les séries organiques mesurées sur l'architecture. De plus, la méthode stochastique élimine simplement un problème jusqu'ici non résolu sur la méthodologie de la mesure des axes végétatifs (clones, variétés) de même âge mais dont le nombre de phytomères varie : comment organiser les données ? Quand le fonctionnement stochastique des méristèmes est connu (chapitre 2 et 11), il suffit de regrouper les axes selon leur âge physiologique et d'établir les séries organiques du poids moyen des organes selon leur rang à partir du sommet.

### Comparaison des effets d'un rapport de rythme égal au paramètre de Bernoulli sur les séries organiques

Des axes monocaules dont le développement stochastique sur $N$ cycles se fait avec une probabilité $b$ donneront une distribution de phytomères de moyenne $N \cdot b$ et de variance $N \cdot b(1 - b)$. Par ailleurs, un axe monocaule dont le développement déterministe se fait avec un rythme $w$ de même valeur que $b$, aura une même moyenne $N \cdot b$ en nombre de phytomères. Dès lors, on peut estimer que la moyenne des séries organiques topologiques stochastiques doit s'approcher de la série topologique rythmique. La figure 6.8 montre que c'est le cas sur les 12 derniers phytomères. Le remplacement des probabilités par des rythmes donne un axe moyen qui peut se substituer à l'axe potentiel, ce qui est beaucoup plus simple. Le

procédé peut s'appliquer dans le cas où on ne dispose pas des outils statistiques *ad hoc*. Le cotonnier a été traité de cette manière (chapitre 12).

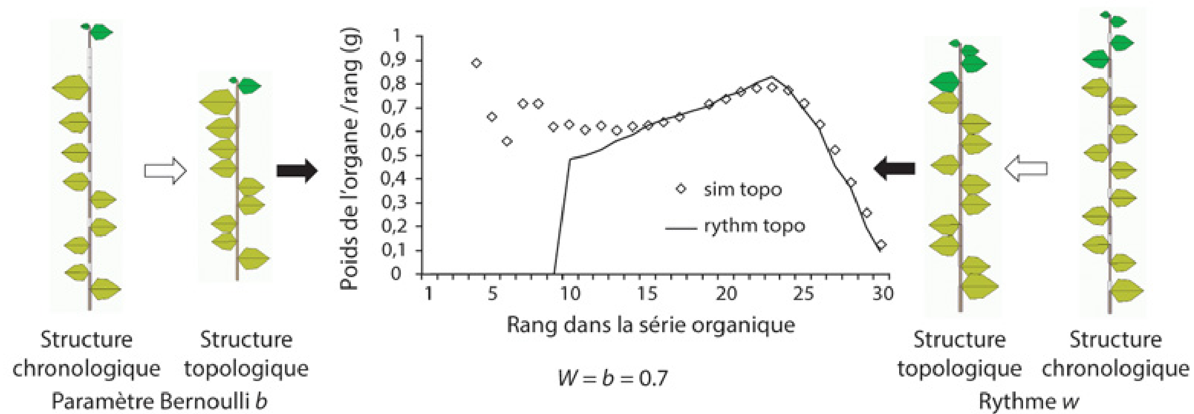



**Figure 6.8.** Comparaison entre les valeurs moyennes des séries organiques triées selon le rang sous le sommet et obtenues à partir de 100 simulations stochastiques du processus de Bernoulli de paramètre *b* = 0,7 (◊) avec la série issue du rythme *w* = *b* (ligne tiret).

Sur les quatorze derniers rangs, l'accord est satisfaisant.

## Étude du modèle stochastique de plante monocaule en croissance limitée selon un processus de Bernoulli

Ce cas est la normalité dans la croissance des plantes avec la relation (chapitre 5) $E \cdot \frac{n_a}{A} \cdot \left(\frac{t_x+1}{2} + t_a - t_x\right) > 1$ qui est limitée par la densité. Ici, la valeur de *Sp* qui est la surface de production est petite et la croissance va se stabiliser au bout d'un certain nombre de cycles car le rapport surface foliaire/surface de production *Sf*/*Sp* sature la production de biomasse. On a :

$$Q = E \cdot \frac{Sp}{r} \cdot \left(1 - \exp\left(-k\frac{Sf}{Sp}\right)\right) \rightarrow E \cdot \frac{k \cdot Sp}{r} \text{ (borne supérieure)}$$

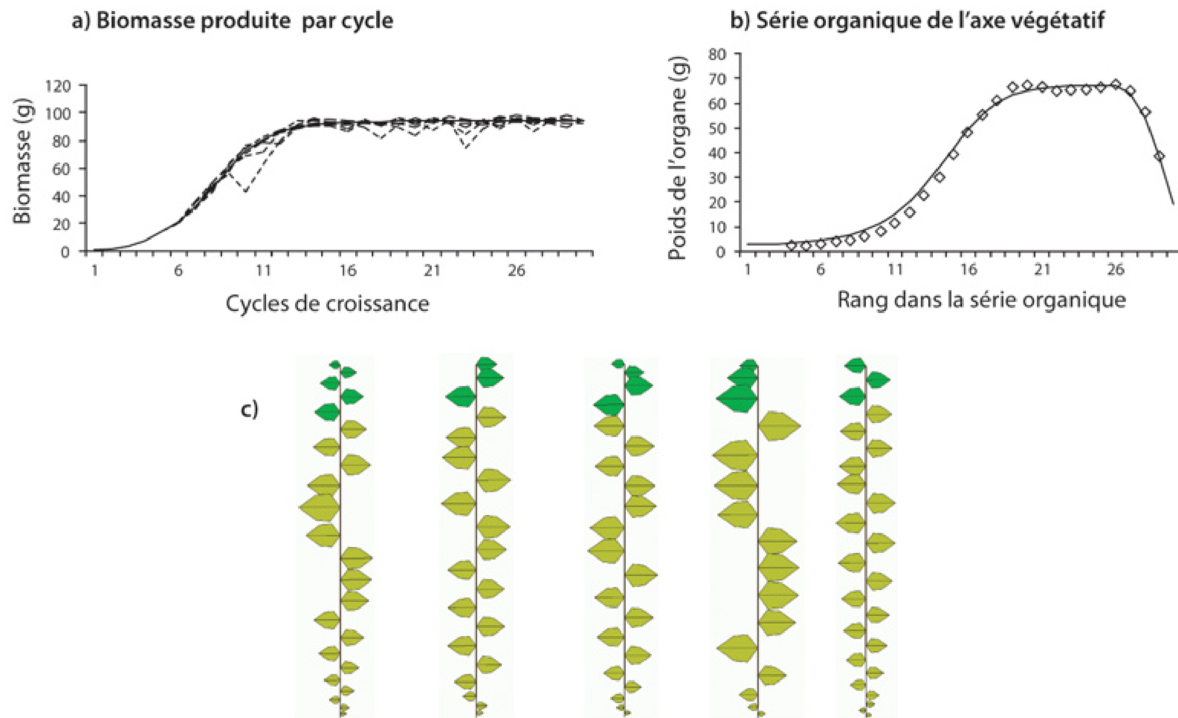



**Figure 6.9.** Simulations en mode limité de la croissance stochastique du modèle de Corner.

Les paramètres sont ceux de la figure 6.5 sauf *r* = 10 et *Sp* = 1000. **a** : production de biomasse par cycle, on observe en début de croissance, une production exponentielle qui s'infléchit pour devenir constante quand le rapport *Sf/Sp* dépasse un certain niveau. On affiche cinq courbes de croissances stochastiques individuelles (pointillés fins). La croissance moyenne (50 simulations gros pointillés) est équivalente à la croissance potentielle (trait plein). La production de biomasse par cycle varie peu contrairement au cas de la croissance libre (figure 6.5b). **b** : on compare selon le rang sur l'axe topologique, les poids moyens des organes simulés des séries organiques avec les valeurs fournies par la structure potentielle. On constate un bon accord. **c** : affiche cinq structures en mode topologique issues des simulations stochastiques. Bien que les structures soient très variables, la moyenne des poids des phytomères triés selon leur rang tend vers la valeur théorique fournie par la structure potentielle. La méthode permet donc d'analyser simplement la croissance de plantes de même âge soumises à un développement stochastique.

La courbe de croissance a l'allure d'une courbe sigmoïde. Les fluctuations de la demande sont les mêmes que dans le cas de la croissance libre du paragraphe précédent (figure 6.5a), mais les conséquences sur la variabilité de la production de biomasse par plante sont moindres, comme on peut le voir figure 6.9a à cause de la saturation de la production de biomasse. La croissance individuelle est donc peu touchée par le développement stochastique dans le cas d'une forte densité homogène. Par ailleurs, la croissance de l'axe potentiel prédit bien la moyenne des croissances stochastiques simulées figure 6.9a. Les séries organiques triées selon leur rang à partir du sommet le long de l'axe végétatif sont également bien ajustées figure 6.9b, malgré le fait que les simulations (figure 6.9c) montrent une grande variabilité.

### Étude du modèle stochastique de plante ramifiée en croissance libre selon un processus de Bernoulli

Ce type de plante est caractérisé par un dimorphisme tige-branche (soit deux âges physiologiques) et offre la plus simple expression de la croissance stochastique des plantes ramifiées. Le caféier en est un exemple emblématique. On peut affecter respectivement aux tiges et aux branches les valeurs $b_1$ et $b_2$ aux paramètres du processus de Bernoulli. Les puits des phytomères sont notés respectivement $p_1$ et $p_2$. Pour simplifier le propos sans retirer de la valeur aux résultats, on pose $b_1 = b_2 = b$ et $p_1 = p_2 = p$ et affecter les mêmes valeurs de fonctionnement aux différents organes pour les deux âges physiologiques (durées de fonctionnement et d'expansion).

Comme pour le modèle de plante monocaule, il s'agit de comparer les moyennes des simulations stochastiques pour le développement et la production de biomasse avec celles tirées respectivement de la croissance de la structure potentielle. Il faut aussi comparer les moyennes des séries organiques de la biomasse des organes, simulées et triées selon leur rang, avec les valeurs respectives fournies par la structure potentielle. On dispose de $N$ répétitions de plantes simulées, soit $N$ tiges. Pour les branches, on dispose sur une même tige de toute la déclinaison des âges chronologiques possibles, ce qui fournit autant de répétitions de la croissance de celles-ci. En effet, de l'apex de la tige jusqu'à la base, on considère que c'est la même branche à des stades de développement croissants que l'on peut observer. Au rang $k$ à partir du sommet de la tige, on sait que l'âge de la branche est distribué selon une loi binomiale négative $BN(k, b)$. De même pour toute valeur de la position $k_1$ des branches sur la tige, on peut regrouper tous les phytomères des branches situés au rang $k_2$ sous les apex, car ils suivent la même loi de distribution de l'âge chronologique qui est la loi binomiale négative $BN(k_2, b)$. Cependant, si un axe végétatif a terminé sa croissance pour cause de mortalité du méristème terminal, ses séries organiques ne doivent pas être prises en compte car la loi binomiale négative n'est plus valide pour les rangs.

Ainsi, la plante qui semble complexe sur le plan de son développement architectural se résume, pour étudier son fonctionnement à un âge donné, à la description des séries organiques de phytomères sur deux types d'axes végétatifs. L'assimilation des données sur les plantes s'en trouve simplifiée, puisqu'il n'est pas besoin de coder les descriptions de leurs architectures, mais seulement de noter les poids des organes des phytomères des âges physiologiques selon leurs rangs respectifs sous les apex. Le nombre et l'emplacement des mesures n'est pas important si chaque type de donnée (phytomère d'un âge physiologique donné, situé à un certain rang) est suffisamment répété. L'automate botanique stochastique (chapitre 4) permet de

déterminer les nombres de types d'organes produits $N_o^{\varphi}(i)$ selon les âges physiologiques $\varphi$ au cycle de développement $i$. Lorsque les nombres d'organes se stabilisent, du fait de la durée de vie limitée des branches (la demande devient constante), la production se stabilisera également en croissance libre, si la condition $\frac{E}{A} \cdot \frac{t_a+1}{2} = 1$ est vérifiée (figures 6.9a et b).

Le processus de Bernoulli affecté aux méristèmes des tiges et des branches produit des structures stochastiques très variables (figure 6.9c).

### Effet du processus de Bernoulli sur la production de biomasse

Pour la plante ramifiée, la probabilité d'obtenir un phytomère est $b$ pour chaque élément de la tige et pour chaque élément des branches $b^2$. En effet, une branche ne peut pas exister si l'entité botanique porteuse du tronc est une pause et non un phytomère. Rappelons que le premier phytomère de la tige issu de la graine a une probabilité d'existence fixée à 1.

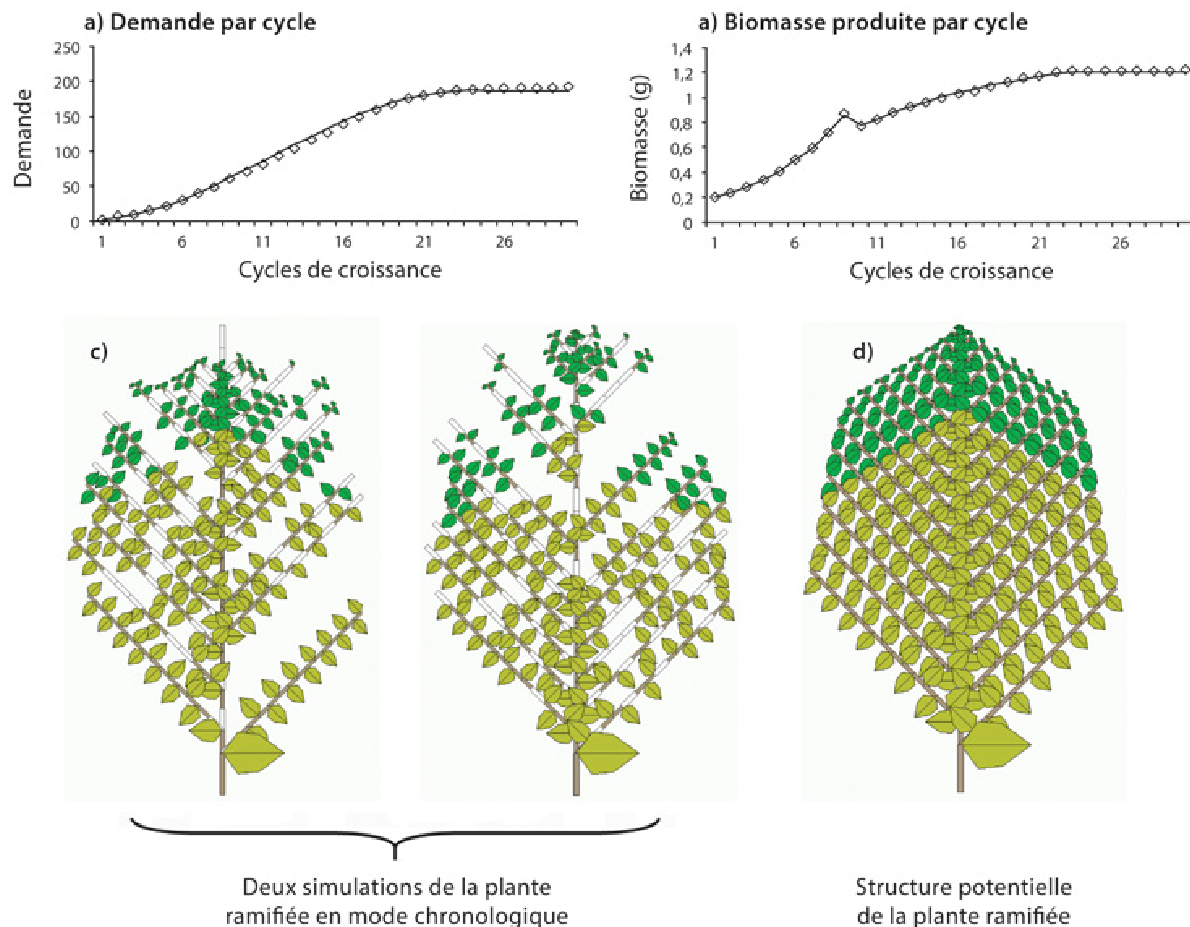


**Figure 6.10.** Simulation de la croissance stochastique d'une plante ramifiée à 30 cycles de développement en mode libre et à l'équilibre.

La durée de vie des branches est de 15 CD. Les paramètres de Bernoulli sont $b$ = 0,8 pour les tiges et les branches. Les temps d'expansion des organes et le temps de fonctionnement des feuilles sont fixés à $t_a = t_x = 9$. La résistance est fixée à $r = 50$ et l'épaisseur de la feuille est $\varepsilon = 0{,}05$. Tous les puits des organes sont constants et égaux à 1. L'équilibre est atteint car la condition $\frac{E}{A} \cdot \frac{t_a+1}{2} = 1$ est vérifiée. On a procédé à 50 simulations stochastiques. Les figures **a**, la demande par cycle, et **b**, la biomasse par cycle, comparent les moyennes de la demande et de la production de biomasse des simulations stochastiques (◊) respectivement avec la demande et la production potentielles (traits pleins). L'accord est excellent et meilleur que pour la plante monocaule où les à-coups de la demande sont plus marqués car il y a moins de phytomères impliqués. La figure **c** affiche deux des simulations stochastiques en mode chronologique et la figure **d** présente la structure potentielle correspondante. Chaque phytomère des 50 structures simulées peut être positionné dans la représentation de la structure potentielle **d**.

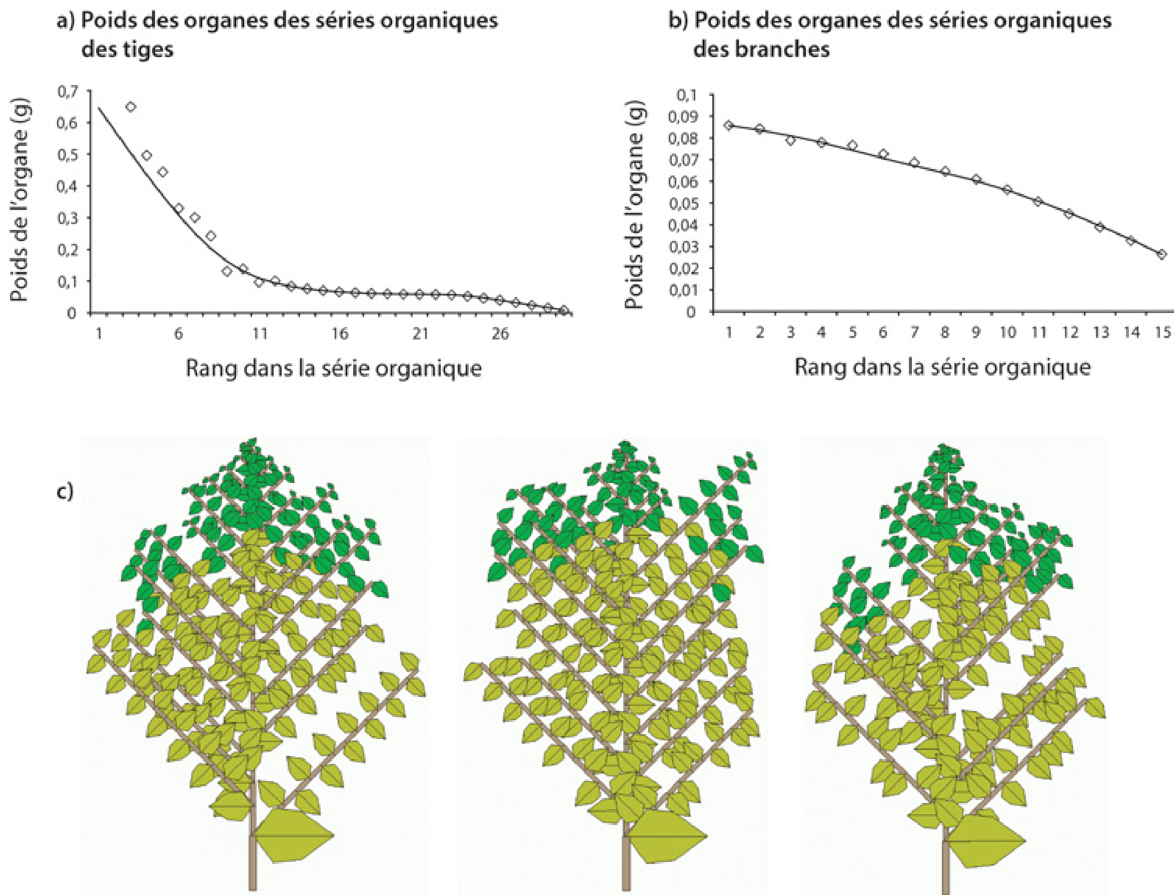



**Figure 6.11.** Poids des organes dans l'exemple de la simulation de la croissance stochastique de la figure 6.10.

**a** : poids des organes des séries organiques des tiges. **b** : poids des organes des séries organiques des branches. Ces deux figures montrent les séries organiques sur les axes végétatifs (mode topologique) pour les poids des organes des phytomères de la tige et des branches (◊) relatives aux données de la figure 6.10. Ces séries correspondent à celles prédites par la structure

potentielle en utilisant la loi binomiale négative. La figure **c** présente une visualisation de 3 structures topologiques issues de 50 simulations âgées de 30 CD.

Dans les figures 6.11a et 6.11b, on voit que les moyennes de la demande et de la production de biomasse par cycle calculées à partir de 50 simulations sont respectivement en accord avec les calculs effectués sur la structure potentielle. Les séries organiques moyennes topologiques des tiges et des branches des plantes simulées correspondant aux deux âges physiologiques concordent bien avec celles qui résultent des calculs sur la structure potentielle selon la loi binomiale négative (figures 6.10a et 6.10b). Comme les organes ont une même fonction puits dans cet exemple, les organes feuille et entrenœud d'un même phytomère pèsent le même poids. On remarque que les profils des séries du tronc et des branches sont différents, ce qui est dû au fait que les branches ne se développent que sur 15 cycles et que les séries organiques sont triées à partir des apex des seules branches vivantes. Les branches mortes produites par la simulation sont écartées du montage des séries organiques comme on l'a écrit plus haut. La méthode permet donc d'effectuer des mesures cohérentes sur des arbustes dont les architectures sont apparemment hétérogènes.

## Effet de la ramification et de la mortalité sur la production de biomasse

La ramification et la mortalité dans leurs composantes stochastiques modifient le développement et donc la demande de la structure topologique. La ramification peut être immédiate ou retardée. Dans les cas simples, il s'agit de taux de ramification immédiate ou de viabilité qui dépendent de l'âge physiologique, voire même de l'âge chronologique. Leurs combinaisons permettent de calculer la probabilité d'existence d'un phytomère dans un endroit quelconque de la structure potentielle (chapitre 4) et donc, en associant les puits, de calculer la demande de la plante. La mortalité des branches implique qu'un houppier va se former et la demande moyenne de la plante stochastique va se stabiliser. Si la condition $\frac{E}{A} \cdot \frac{t_a+1}{2} = 1$ est vérifiée, alors en cas de croissance libre l'offre en biomasse se stabilisera aussi en moyenne. Vis-à-vis de la mortalité, il existe une différence importante entre la structure chronologique potentielle calculée et les structures chronologiques simulées. Pour ces dernières, la mortalité entraine la fin de fonctionnement de l'axe qui ne pousse plus. Dans le cas de la structure potentielle, il n'y a pas de cessation de fonctionnement du méristème, mais une probabilité de survie (la viabilité). En conséquence, seules les branches simulées restées vivantes doivent être prise en compte pour monter les séries organiques qui sont à comparer avec celles issues de la structure potentielle.

### Étude de la plante ramifiée en croissance limitée avec un fonctionnement stochastique pour le développement, la mortalité et la ramification

Ici, on se place en condition de croissance limitée avec une valeur faible de *Sp*. Comme on pose $\frac{E}{A} \cdot \frac{t_a+1}{2} > 1$, la croissance au début est exponentielle puis tend vers une valeur limite, selon une courbe sigmoïde. Par ailleurs, la mortalité des branches impose une stabilisation à terme de la demande. Le rapport *Q/D* tendra donc nécessairement vers une limite et les séries organiques tendront vers un profil constant. Dans la figure 6.12, tous les aspects stochastiques du fonctionnement des méristèmes sont pris en compte : développement des axes, ramification et mortalité. De plus, on affecte un rapport de rythme aux branches. La mortalité des branches limite rapidement la production d'organes. Un houppier se forme. On notera, dans la figure 6.12a, que la demande n'est pas encore tout à fait stabilisée à 30 CD. L'offre en biomasse par contre à cause de *Sp* arrive à un niveau stable figure 6.12b. La convergence entre les moyennes des simulations et les valeurs homologues déduites de la structure potentielle est satisfaisante, cela est vrai pour la demande, la biomasse (figure 6.12a et b) et les séries organiques (figures 6.12c et d). Les volumes des organes s'accroissent au début de la croissance de la plante, passent par un maximum et diminuent aux extrémités où ils sont encore en phase d'expansion si la branche demeure vivante De plus, la croissance limitée atténue les effets des oscillations aléatoires de la demande sur le poids des organes. Ce mode est la normalité si on s'intéresse à la croissance des plantes cultivées sous une densité élevée.

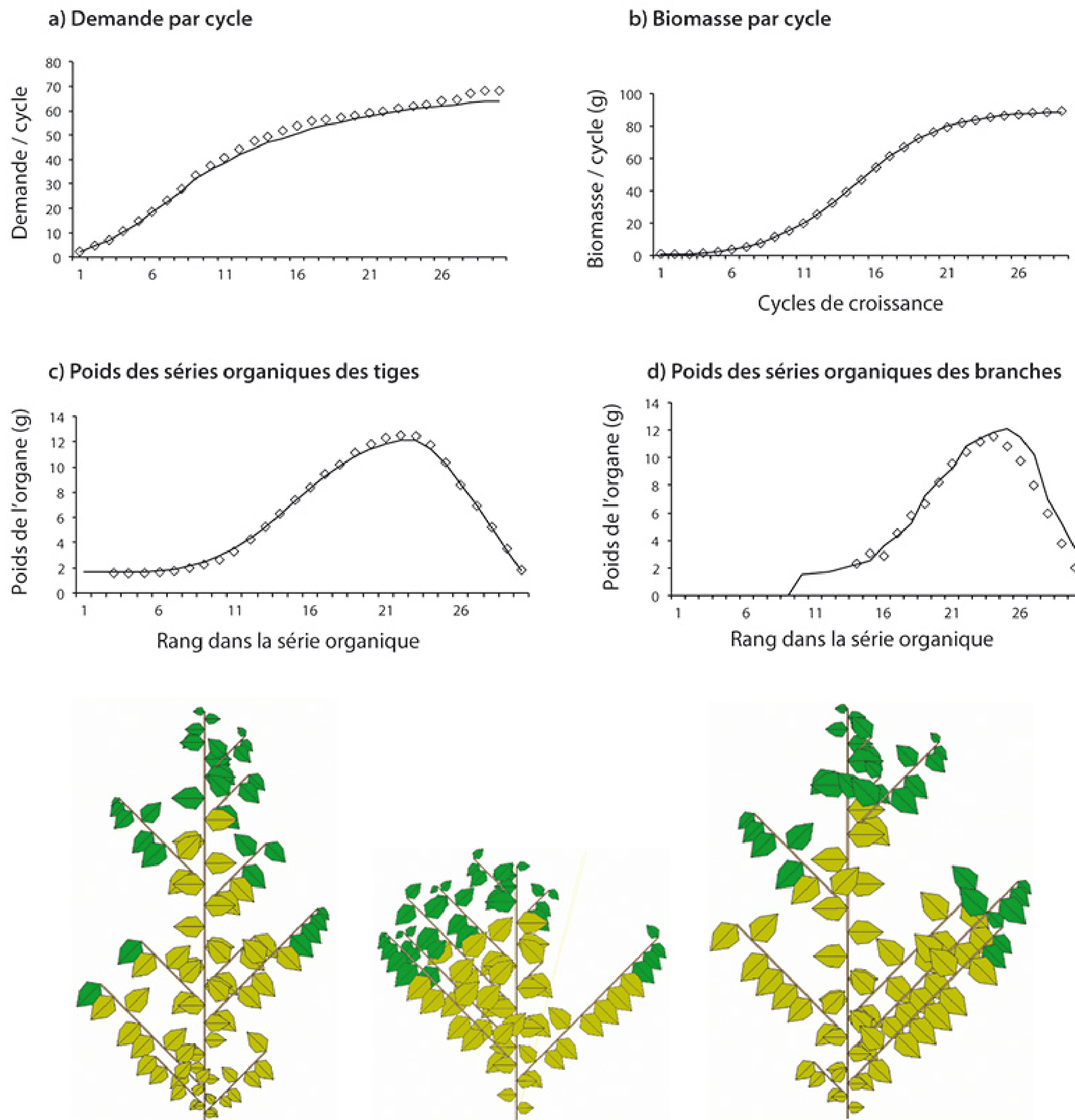



**Figure 6.12.** Croissance stochastique en mode limité de la plante ramifiée.

Les méristèmes ont un triple fonctionnement stochastique (croissance, ramification, mortalité.). On ajoute en plus un rapport de rythme *w* = 0,75 pour les branches par rapport à la tige. Les paramètres sont *r* = 20, *Sp* = 2000, *a* = 0,7 pour la ramification immédiate, *b* = 0,8 pour le développement des tiges et des branches, *c* = 0,9 pour la viabilité (seulement des branches, les tiges n'ont pas de mortalité). Les puits des feuilles et entrenœuds sont égaux. Les moyennes des 50 simulations aléatoires (◊) de la demande **(a)** et de la production de biomasse **(b)** sont en bon accord avec les valeurs déduites de la structure potentielle (lignes). La demande tend lentement vers une limite à cause de la mortalité qui est diffuse. La croissance est de type sigmoïde. Les poids des séries organiques des axes végétatifs simulés et calculés s'ajustent correctement **(c et d)**. La figure **e** extrait 3 plantes issues des 50 simulations, qui montrent une grande variabilité dans les structures.

## Cas de la ramification retardée

Le cas de la ramification retardée peut s'observer, par exemple, sur la ramification basale des branches végétatives d'un cotonnier ou celle d'un soja. La probabilité d'existence du phytomère au cycle $n$ sur un axe retardé avec une probabilité constante $a$ de levée de dormance du méristème s'écrit : $p(n) = 1 - (1 - a)^n$ formule qui s'étend facilement aux cas présentant une variation de $a$.

En propageant cette formule dans la structure potentielle, on obtient la probabilité d'existence des phytomères et la demande potentielle de la structure en y associant les puits. On peut regrouper tous les bouts d'axes en croissance qui sont homologues pour obtenir la biomasse des séries organiques à partir de l'apex. La méthode permet d'analyser facilement des structures stochastiques avec des modes de ramification complexes. La figure 6.13 montre la relation entre les simulations et le calcul des profils des axes pour le poids des phytomères.

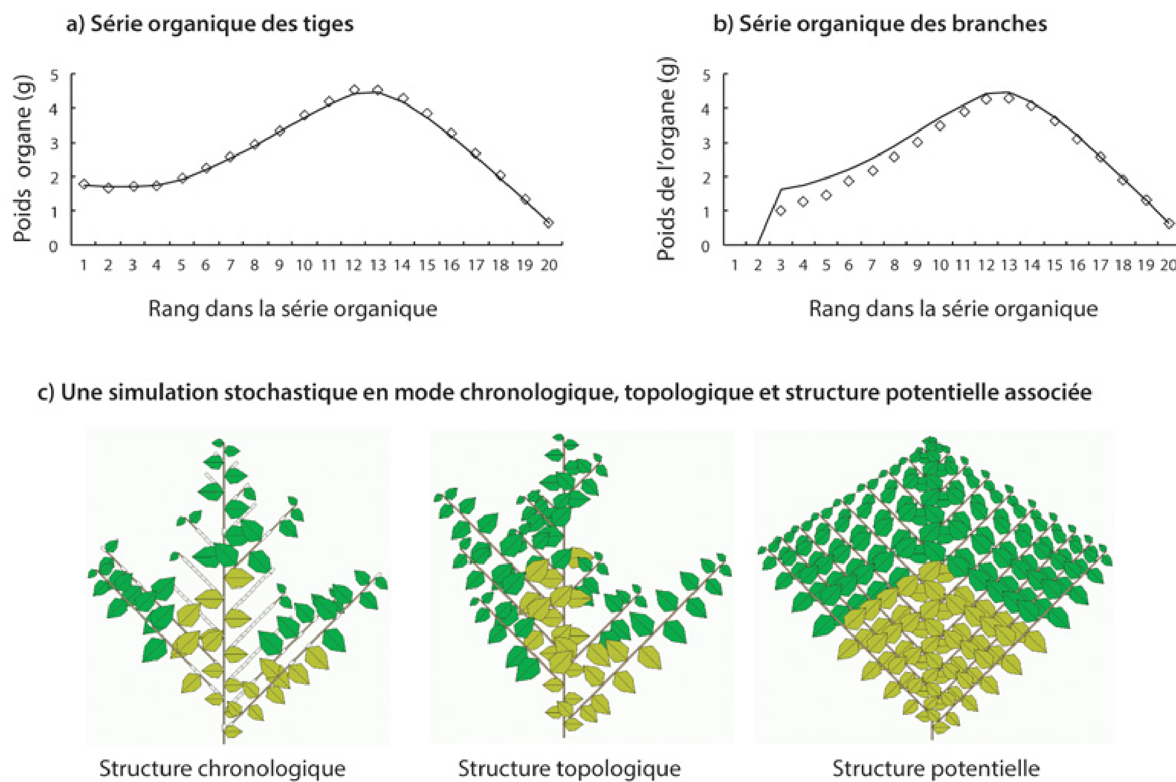



**Figure 6.13.** Effet de la ramification retardée sur la constitution des séries organiques.

La plante ramifiée pousse avec un processus de Bernoulli $b$ = 0,9 et un retard à la ramification de probabilité $a$ = 0,1. Le fonctionnement des feuilles et l'expansion des organes à puits constants se fait sur une période de 10 CD. On procède à 100 simulations. Les moyennes des séries organiques simulées **(a)** et calculées **(b)**, tiges et branches s'accordent bien. Sur la structure chronologique **(c)**, on peut visualiser les pauses qui caractérisent le retard à la ramification. **a** :

série organique des tiges. **b** : série organique des branches. **c** : une simulation stochastique en mode chronologique, topologique et structure potentielle associée.

### Effet de la réitération sur la production de biomasse

La réitération accroît considérablement la complexité des structures topologiques simulées. Cette complexité n'est qu'apparente et n'augmente pas le nombre des séries organiques. Les séries organiques de la tige et des réitérations peuvent être rassemblées. L'ajustement des séries organiques des structures réitérées n'est pas plus compliqué que celui des structures simples. Il suffit de mesurer le taux de réitération à partir des observations pour renseigner l'automate botanique.

## ⏩ Croissance sous l'effet d'un développement des axes, rythmique, synchrone et stochastique

Ce cas correspond à la croissance des arbres tempérés qui ont un arrêt hivernal et une reprise de végétation au printemps (marronnier, érable, etc.). Les méristèmes ont un fonctionnement synchrone et continu mais de durée limitée pendant laquelle ils mettent en place une unité de croissance pré ou néoformée. La période d'activité des méristèmes suit une distribution qui est en général bien ajustée par une loi binomiale positive ou négative (chapitre 2). Une pause, dont la durée est complémentaire de celle de l'activité, suit pour finir la période de croissance annuelle qui compte un nombre de cycles de développement fixés. Pour simplifier, l'âge de l'arbre est mesuré en fin de périodes annuelles, sans entrer dans le détail des cycles intra-annuel.

L'axe de développement intègre la totalité du fonctionnement des méristèmes, c'est-à-dire le résultat cycle par cycle des créations de phytomères ou des pauses (il génère une structure chronologique). L'axe végétatif est, par contre, la partie visible du fonctionnement, une fois les pauses retirées (c'est une structure topologique). Les débuts des unités de croissance sont positionnés de façon périodique sur l'axe de développement car les durées d'activité et de pause sont complémentaires et définissent la période de renouvellement. Rappelons que pour assurer le synchronisme de la reprise de végétation, les axes de développement des ramifications ont des pauses structurelles à l'origine, indexées sur la position de leur insertion sur l'unité de croissance porteuse (chapitre 4). Expérimentalement, on peut dater les unités de croissance de l'axe végétatif grâce aux marqueurs morphologiques associés aux arrêts de développement (cicatrices, etc.).

### Étude du développement rythmique des axes synchrones

On considère ici une tige monocaule rythmique avec les caractéristiques suivantes : le méristème produit des phytomères pendant une durée $T_1$ en cycles de développement distribuée selon une première loi de probabilité de moyenne $m_1$ et de variance $v_1$ (par exemple, une loi binomiale). Puis il entre dans une période de repos de durée $T_2$ jusqu'à la fin de la période de croissance *Tuc*, fixée, qui rythme le développement et la croissance de l'axe. On a donc $T_1 + T_2 = Tuc$. L'axe de développement est ainsi constitué par une alternance de périodes de création de phytomères et de pauses dont la somme a une durée fixe *Tuc* qui est le temps de renouvellement d'une unité de croissance. Ce cas se trouve fréquemment chez les arbres tempérés monocycliques comme l'érable ou le marronnier.

### Distributions du nombre de phytomères produits par les axes de développement

Cependant, à l'intérieur même de la période d'activité, des pauses peuvent se produire selon un processus de Bernoulli de paramètre $b_u$ (chapitre 2). Le nombre de phytomères produit pendant la période d'activité $T_1$ est le résultat de la composition de la distribution en cycles de développement de la période d'activité avec le processus de Bernoulli.

Sur l'axe végétatif créé, tout ce que l'on peut observer est l'ensemble des marqueurs morphologiques associés à la formation des UC et des phytomères qui les composent. Les pauses, en revanche, ne sont pas observables à posteriori une fois l'axe végétatif construit. Le rang de l'unité de croissance mesuré en période à partir du début de l'axe végétatif caractérise son âge d'apparition. On peut donc compter le nombre d'unités de croissance ainsi que le nombre de phytomères formés sur l'axe de développement pendant une durée fixée (figure 2.10, chapitre 2).

### Formes des axes de développement simulés et de l'axe de développement calculé

On suppose ici que $b_u = 1$, ce qui veut dire qu'il n'y a pas de pauses intercalaires dues au processus de Bernoulli, pendant la période de croissance $T_1$ de l'UC. Le processus de création des phytomères se fait sur une période $T_1$ distribuée en cycles de développement selon la loi binomiale $B(k_1, b)$. La période de pause $T_2$ qui suit complète la valeur $T_1$ de telle sorte que $T_2 = Tuc - T_1$, *Tuc* est la périodicité du renouvellement des unités de croissance. Les simulations stochastiques des axes de développement donnent des séries alternées de 1 et de 0 qui matérialisent les cycles de création ou de pauses, comme on peut le voir en figure 6.1b. On représente une

réalisation numérique de ce phénomène qui peut se visualiser ci-dessous sur 4 simulations choisies au hasard d'axes de développement.

$Ar1$ = 111111000 0000000000 1111111110 0000000000

$Ar2$ = 111100000 0000000000 1111111000 0000000000

$Ar3$ = 111111110 0000000000 1111000000 0000000000

$Ar4$ = 111111100 0000000000 1111111100 0000000000

Si on fait la moyenne des fréquences de 1, obtenues par simulation selon le rang du phytomère à partir de la base, on obtient une valeur approchée de la probabilité d'existence du phytomère selon son rang local dans l'unité de croissance. Cette probabilité peut aussi se calculer et on peut construire l'axe de développement potentiel associé.

Dans l'exemple, l'axe de développement potentiel qui contient la probabilité d'obtenir un phytomère pour chaque cycle s'écrit :

$z_1z_2z_3z_4z_5z_6z_7z_8z_9z_{10}$, 0000000000, $z_1z_2z_3z_4z_5z_6z_7z_8z_9z_{10}$, 000, …

où $z_i$ est la probabilité d'existence d'un phytomère au rang $i$ à partir de la base de l'unité de croissance. La production de phytomères n'est possible que durant la « zone de création » de l'UC. Si on considère l'axe végétatif, la probabilité $z_i$ d'existence du phytomère selon son rang $i$ à partir de la base de l'UC varie du fait de la distribution binomiale du nombre de développement. Elle vaut :

$$z_i = 1 - \sum_{j=1}^{i} p\left(j\right)$$

où $p(j)$ est la valeur tirée de la loi binomiale $B(k_1, b_1)$ pour l'indice $j$, c'est-à-dire $p\left(j\right) = C_{k_1}^{j} \cdot {b_1}^{j} \cdot \left(1 - b_1\right)^{k_1 - j}$.

Pour la période de la croissance d'une UC, on obtient dans l'exemple $B(10, 0{,}8)$ les valeurs numériques suivantes pour les $z_i$ :

1,00 1,00 0,99 0,99 0,99 0,96 0,87 0,67 0,37 0,10 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 etc.

Si l'on procède à N simulations stochastiques, les taux de réalisation des phytomères selon le rang $i$ va tendre vers $z_i$. Dans une simulation stochastique de la croissance, la demande de l'axe de développement à un âge donné est le produit scalaire pour chaque cycle des valeurs prises dans l'axe de développement (1 ou 0, présence ou absence) par les valeurs des puits des organes associés. De même la demande potentielle est le produit scalaire pour chaque cycle des valeurs $z_i$ prises dans l'axe de développement potentiel par les valeurs des puits des organes

associés. La moyenne des demandes issues de la simulation étant espérée tendre vers la demande potentielle.

## Modélisation du fonctionnement des unités de croissance stochastique des arbres synchrones

Le développement des unités de croissance qui résulte de la création des phytomères a été étudié au chapitre 2. Ce développement est suivi de leur expansion simultanée ou différée. Dans les cas simples, l'unité de croissance est constituée d'une seule partie préformée et les pousses annuelles sont monocycliques (par exemple, le marronnier). Dans les cas complexes, l'unité de croissance peut être constituée de deux parties : une première partie préformée qui peut être suivie immédiatement d'une partie néoformée (peuplier). Enfin, la pousse annuelle peut être aussi formée de plusieurs unités de croissance : c'est le polycyclisme (noyer).

D'après de multiples observations, on peut considérer que les nombres de phytomères de la partie préformée des unités de croissance de même nature sont distribués selon une loi binomiale positive (hêtre, érable) et que les nombres de phytomères de la partie néoformée sont distribués selon une loi binomiale positive (merisier) ou négative (abricotier). Ces phénomènes traduisent que :

– le développement des unités de croissance préformées est synchronisé (elles sont toutes initiées et arrêtées simultanément). On retrouve donc une distribution typique issue d'un processus de Bernoulli ;

– la fin du développement des unités de croissance néoformées peut être désynchronisé (les unités ont des arrêts de développement différés selon une distribution).

L'expansion de la partie préformée se fait simultanément pour tous les phytomères. La mise en place d'une partie néoformée se fait séquentiellement phytomère par phytomère, c'est une croissance continue. Ce cas a été étudié au chapitre 5, nous le rappelons brièvement.

Dans le cas de l'expansion simultanée, tous les organes des phytomères des unités de croissance préformées de même nature auront la même biomasse par définition car ils se partagent un même pool commun, que l'unité soit stochastique ou non. Cette biomasse vaut $P_p \cdot Q(t-1)/D(t)$ où $P_p$ est le puits du phytomère, $Q(t-1)$ la réserve en biomasse de la période précédente et $D(t)$ la demande de l'arbre. On considère pour simplifier que cette expansion se produit en un seul cycle de croissance et que la production de la photosynthèse est sommée dans ce cycle. Cette simplification est raisonnable si l'on considère que le temps de fonctionnement de l'unité de croissance du printemps à l'automne est très supérieur à celui de son expansion au printemps (quelques semaines).

Dans le cas de l'expansion séquentielle, le premier phytomère de l'unité de croissance néoformée absorbe la réserve au début du fonctionnement ; il assure une première photosynthèse en relais, puis les autres phytomères se mettent en place, un par un, par expansion comme dans la croissance continue.

Toutes les parties préformées des unités d'un même arbre arrêtent leur expansion simultanément. Éventuellement et immédiatement après, le développement des parties néoformées est déclenché de manière simultanée à l'échelle de la plante en proportion du taux de néoformation. L'arrêt de leur développement est différé selon la loi binomiale positive ou négative de la distribution des durées en cycles de la néoformation. Dans la simulation stochastique, le nombre de phytomères est tiré de la distribution. Dans la structure potentielle, on associe à chaque phytomère son taux théorique de réalisation $z_i$.

On montre ici que l'on peut définir plusieurs modes de fonctionnement en ce qui concerne le temps de fonctionnement des feuilles $t_a$ et la durée d'expansion des organes $t_x$ en cycles de développement.

Quand la croissance est continue, on impose la relation $t_a \geq t_x$. Les feuilles cessent d'être des puits quand leur expansion s'arrête après $t_x$ CD, mais continuent à fonctionner sur une durée $t_a - t_x$. Quand le développement est rythmique et synchrone, celui-ci s'arrête avant la fin de la période $Tuc$ (exprimée en CD). Soit $Td$ le cycle d'arrêt du développement. On peut garder les règles précédentes mais avec la restriction suivante : $Td + t_a < Tuc$. La dernière feuille mise en place ne peut pas fonctionner au-delà de la durée de la période de développement.

On peut aussi bloquer simultanément le fonctionnement de toutes les feuilles (nouvelles et anciennes) au cycle $Tf$ de l'unité de croissance ($Tf = Td + t_a$), ainsi que l'expansion simultanée des organes (jeunes ou vieux) au cycle $Tx$ de l'unité. On impose les inégalités suivantes : $Td \leq Tx \leq Tf \leq Tuc$. La durée de fonctionnement et d'expansion des organes dépend alors de leur position dans l'unité de croissance puisqu'ils s'arrêtent tous de grossir ou de fonctionner en même temps.

Ces règles correspondent bien à ce que l'on peut observer sur le fonctionnement des arbres. On spécifiera à chaque fois la règle retenue.

## Demande potentielle des unités de croissance stochastiques

La demande potentielle d'une unité de croissance au cycle de développement $t$ est le produit scalaire entre la probabilité d'existence des phytomères la constituant et leurs puits respectifs (qui dépendent des règles choisies parmi celles mentionnées dans le paragraphe précédent). Dans le cas le plus général, rappelons que les unités

de croissance des arbres sont constituées de deux parties (chapitre 2) : une partie préformée issue de l'expansion de la réserve embryonnaire de phytomères du méristème et, éventuellement, une partie néoformée qui prolonge la partie préformée par une reprise d'activité du méristème.

La probabilité d'existence des phytomères sur l'UC selon le rang, dépend de la distribution statistique fournie par la convolution des parties préformées et néo-formées.

La partie préformée a, par règle imposée, une durée constante de développement $k_1$. En supposant $b_u = 1$, l'existence effective $P_F$ du phytomère en tant que puits n'aura lieu qu'à son expansion et non à sa création, c'est-à-dire quand le nombre de CD du développement du méristème atteint la valeur $k_1$. Cela donne :

$P_F(x = k) = 0$ si $k < k_1$

$P_F(x = k) = 1$ si $k \geq k_1$

La partie néoformée a un temps de fonctionnement qui suit une distribution $P_N\ (x = k)$ binomiale positive ou négative de paramètres $k_2$, $b_2$. La distribution $F_{UC}(y)$ du nombre de phytomères des unités de croissance avec pré- et néoformation est le produit de convolution des deux lois $P_F$ et $P_N$ :

$$F_{UC}(y = k) = P_F(x) \cdot P_N(k - x)$$

Mais il existe également un taux de passage de pré- en néoformation qui est notée $a$, paramètre qui dépend de l'âge physiologique du méristème. Finalement, la distribution $G_{UC}(y)$ du nombre de phytomères par unité de croissance devient un mélange des lois $P_F$ et $F_{UC}$ :

$$G_{UC}(y = k) = (1 - a)\ P_F(y = k) + a \cdot F_{UC}(y = k)$$

Cette distribution nous donne la probabilité $z_k$ d'observer un phytomère sur l'unité au rang $k$ à partir de sa base : $z_k = 1 - \sum_{i=1}^{k} G_{UC}(i)$.

Si maintenant, il existe une probabilité $b_u$ de faire un phytomère à chaque cycle de développement indépendamment de la distribution du nombre de cycles en pré- et néoformation, on obtient une loi composée entre les temps de développement et le processus de Bernoulli de paramètre $b_u$ : la probabilité d'existence du phytomère en fonction de son rang $k$ s'écrit finalement : $z_k = b_u \cdot \left(1 - \sum_{i=1}^{k} G_{UC}(i)\right)$.

Le puits $p_p(k,x)$ du phytomère dépend de l'âge $x$ de l'UC en CD et de son rang $k$ , ($k <= x$) et sa probabilité d'existence est $z_k$. Suivant la règle choisie pour les

durées d'expansion des organes, la demande de l'UC à l'âge *x* en CD, s'écrit :

$$D_{UC}\,(x) = \sum\nolimits_{k=1}^{x} p_p(k,x) \cdot z_k$$

L'axe de développement potentiel se construit à partir de l'enchainement périodique des unités de croissance au sein desquelles les phytomères apparaissent avec les probabilités $z_k$ et de même, la structure potentielle se construit par l'assemblage des axes. Il est donc possible de calculer la production potentielle de ces structures dont les unités de croissance ont un fonctionnement complexe, par propagation des effets de développement, de ramification et de mortalité.

## Production axillaire potentielle des UC stochastiques

La ramification des unités de croissance est caractérisée en général par des types de phytomères qui portent des bourgeons axillaires d'âges physiologiques déterminés. Le plus souvent les rameaux les plus vigoureux sont au bout de l'UC. La vigueur décroit selon le rang, pour aboutir à une série de rameaux courts dans la partie médiane. Phénomène appelé « acrotonie » comme on l'a vu au chapitre 1.

La variabilité du nombre de phytomères par UC a pour conséquence directe une variabilité dans la mise en place du nombre de structures axillaires de différents âges physiologiques. Au chapitre 4, les catégories de phytomères d'une unité de croissance sont repérées par deux indices. Ainsi, le phytomère $u_{i,j}$ est désigné comme appartenant à une unité d'âge physiologique *i* et portant une structure axillaire d'âge physiologique $j \geq i$. Soit $pu_{i,j}$ la proportion de structures axillaires d'âge physiologique *j* dans l'unité de croissance d'âge physiologique *i*. Comme une UC d'âge physiologique *i* peut porter des structures d'âges physiologiques compris entre *i* et *mxφ*, on a la condition :

$$\sum\nolimits_{j=i}^{mx\varphi} pu_{ij} = 1$$

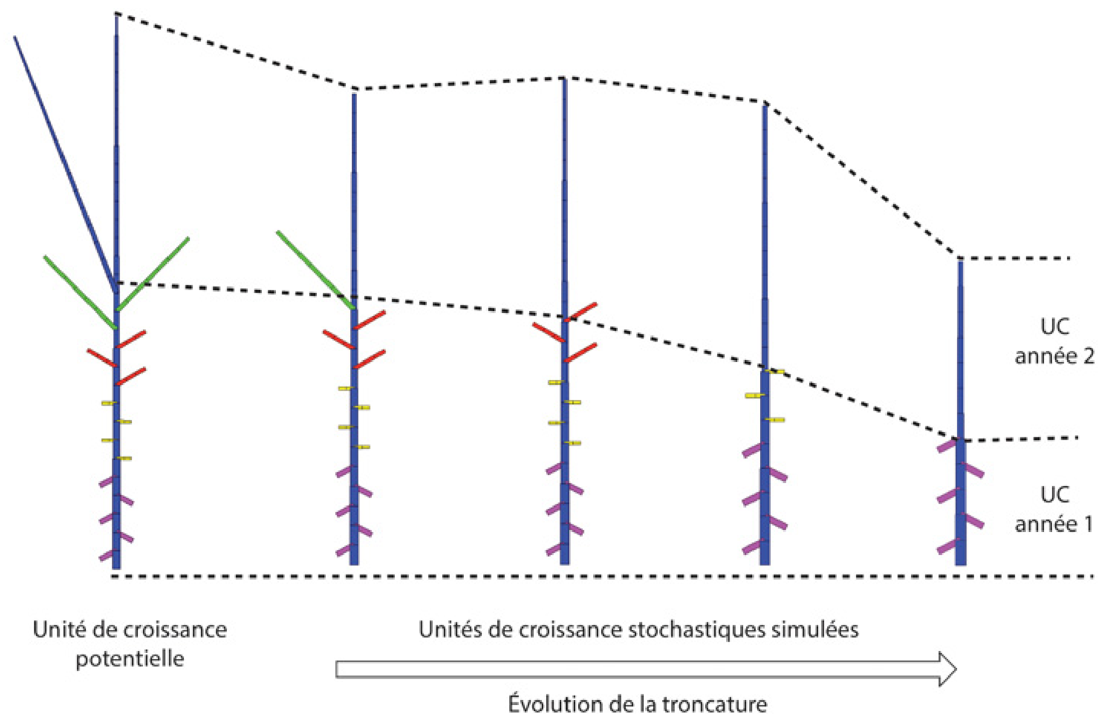



**Figure 6.14.** Variabilité de l'unité de croissance pour le nombre de phytomères et les proportions de types d'axes ramifiés, sur deux années successives.

Seule l'UC de la première année est ramifiée. Unité de croissance potentielle et quatre simulations stochastiques par la méthode de troncature de bas en haut de la structure potentielle. Le tirage du nombre de phytomères se fait ici selon la loi binomiale (15, 0,7). L'unité de croissance est tronquée et les types de phytomères sont plus ou moins exprimés.

Notons que si seule la production axillaire des unités de croissance nous intéresse, la connaissance des proportions (et donc des nombres) est suffisante et il n'est pas nécessaire de savoir exactement où les structures axillaires sont placées. Il n'y a donc pas besoin dans ce cas de connaître les règles d'alternances entre les séries de structures axillaires de différentes catégories (selon des chaines de Markov par exemple), ce qui constitue une importante simplification pour les règles de production.

Notons encore qu'il existe une dépendance entre la ramification des unités de croissance et la probabilité d'existence des phytomères porteurs des méristèmes axillaires (ceux-ci doivent exister pour que la structure axillaire puisse exister aussi).

On part du principe qu'il existe une unité de croissance potentielle au sein de laquelle tous les types de phytomères $u_{i,j}$ sont présents. Toutes les unités de croissance observables dérivent de cette unité potentielle dont elles expriment seulement une partie.

Chaque espèce d'arbre possède sa propre distribution de types d'axes ramifiés par unité de croissance et doit faire l'objet d'une étude statistique particulière (teck ou érable, chapitre 12). Néanmoins, certains modes de ramification se retrouvent fréquemment comme le mode troncature.

Ainsi la variation de la taille de l'UC peut s'obtenir par la troncature (figure 6.14) d'une unité de croissance potentielle à partir du haut. La troncature permet d'exprimer des ramifications de plus en plus vigoureuses quand la taille de l'UC augmente (si on suppose une acrotonie), ce qui caractérise bien la mise en place progressive de la ramification dans la phase juvénile d'un arbre. Au début, les UC du tronc sont courtes et ne portent que des rameaux courts. Les rameaux longs apparaissent avec l'augmentation de la taille de l'unité de croissance au cours de l'ontogénie. L'interaction entre probabilité d'existence du phytomère et ramification portée fait que dans le cas d'une néoformation variable, les phytomères placés en position terminale en proportion $b_i$ (paragraphe précédent) sont moins représentés. Cette stratégie correspond à celle de l'érable (chapitre 12).

## Développement et croissance des structures stochastiques synchrones

La croissance synchrone permet de repérer le facteur temps sur l'axe et de regrouper les événements. Ainsi, le support de l'analyse des arbres rythmiques synchrones est la pousse annuelle qui est son unité de croissance (UC). L'âge d'un axe de développement en périodes annuelles, est caractérisé par son nombre d'UC. Toutes les UC sont synchronisées à la reprise d'activité des méristèmes (au printemps chez les arbres tempérés). Les unités de croissance d'un arbre, de même âge physiologique et apparues au même âge chronologique sont semblables. Du point de vue stochastique, elles proviennent de la même distribution. Ces unités sont elles-mêmes formées de phytomères qui peuvent être ordonnés selon leur rang à partir de la base. Le développement de ces unités se fait selon un processus de Bernoulli et on retrouve, à l'intérieur de l'unité, le modèle de développement et de croissance continu des axes du début de ce chapitre. Si la pousse est préformée, elle se dilate et tous les phytomères atteignent leur taille maximale en même temps. Si la pousse est néoformée, l'expansion des phytomères suit l'ordre de leur création. Lorsque la période d'expansion est terminée, la photosynthèse continue et permet d'assurer la croissance secondaire (chapitre 8), la maturation des fruits et la constitution des réserves. Enfin, la photosynthèse s'arrête en automne et une pause de croissance s'installe, jusqu'à l'émission d'une nouvelle pousse à la période suivante.

Chez les arbres synchrones à pousses annuelles monocycliques préformées, on définit un fonctionnement standard avec les règles suivantes :

– au niveau de l'unité de croissance, le temps de développement est fixe et noté *Td*. Le méristème met en place les phytomères selon un processus de Bernoulli de paramètre $b_u$. La distribution du nombre de phytomères suit donc la loi binomiale $B(Td, b_u)$. Toutefois, la probabilité de création du premier phytomère d'une UC est imposée et égale à 1 de façon à synchroniser les UC dans leur mise en place. Lorsque le méristème s'arrête, il entre en dormance sur une durée de $Tuc - Td + 1$. La durée *Tf* de fonctionnement ($Tf \geq Td$) dépend de l'âge physiologique, tandis que la durée de la période annuelle *Tuc*, est la même pour tous les méristèmes et assure leur resynchronisation ;

– il existe des pauses structurelles pour les bourgeons axillaires qui dépendent de leurs positions dans l'unité de croissance de façon à ce que tous les fonctionnements des méristèmes axillaires soient synchronisés en début de période d'activité. Les premiers bourgeons formés doivent donc patienter plus longtemps avant leur débourrement. Il existe aussi un taux de ramification, noté *a*, qui dépend de l'âge physiologique.

– il existe enfin une viabilité, notée *c*, qui peut limiter le développement des axes par suite de l'avortement des méristèmes terminaux. On pose pour simplifier qu'il n'y a pas de mortalité pendant la construction de l'unité de croissance. Celle-ci ne peut se produire qu'à la fin de la période de développement de durée *Td*. Ici, à titre d'exemple, les probabilités sont constantes pour un âge physiologique donné. Dans la réalité, elles peuvent être variables, ce qui est pris en compte dans le modèle GreenLab.

### Définition de la structure potentielle des axes synchrones dans le cas d'UC préformées.

Dans ce cas, toutes les UC appartenant à un même âge physiologique ont un même temps de développement. Les règles ainsi définies permettent, à partir de l'assemblage des axes de développement, de construire la structure potentielle des arbres synchrones où tous les phytomères sont caractérisés par leurs probabilités respectives d'existence. Dans la figure 6.15, on affiche l'expression de la probabilité d'existence d'un phytomère donné en fonction de sa position dans la structure. La probabilité vaut 0 à l'emplacement des pauses structurelles. Sur les autres emplacements, la probabilité dépend de l'enchainement en mode préfixé des ramifications de probabilités $a_p$ selon les âges physiologiques, de la succession des unités de croissance le long des axes avec des viabilités $c_p$ et du processus de base de Bernoulli de paramètre $b_u$. La probabilité d'existence du phytomère d'un axe d'âge physiologique $\varphi$, situé en dehors du domaine des pauses structurelles et sur

une UC de rang *x*, est donc $a_p{\cdot}b_u\, c_p^{\,x}$. Cette probabilité, liée à la formation de l'axe, est à multiplier par la probabilité d'existence du phytomère qui la porte. Rappelons que pour le premier phytomère d'une UC, on fixe $b_u = 1$.

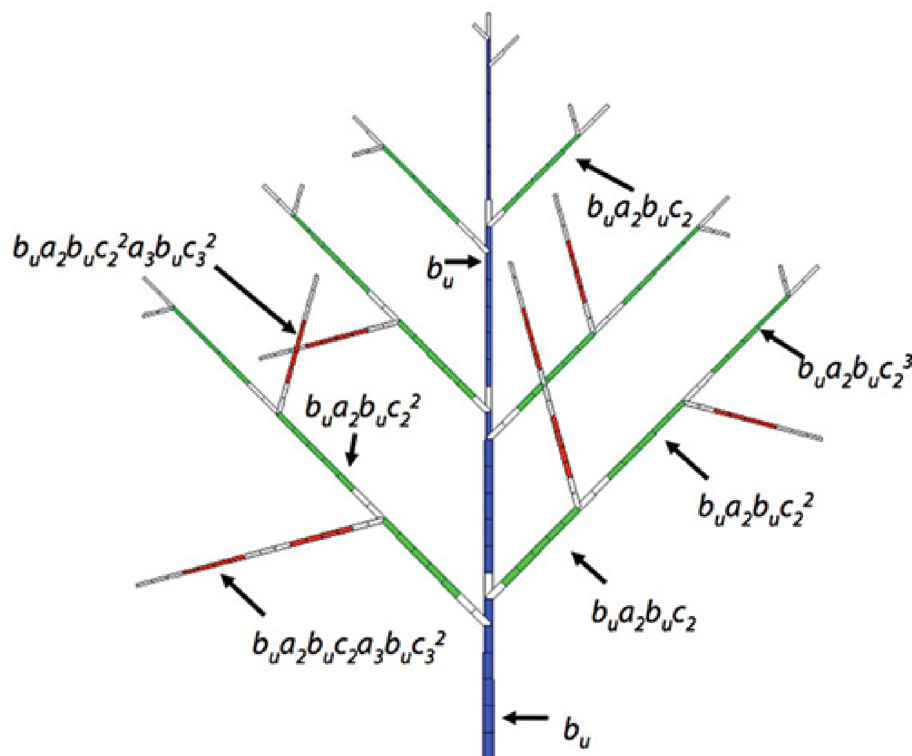



**Figure 6.15.** Probabilités d'existence des phytomères dans une structure potentielle synchrone.

La durée de la période annuelle de croissance vaut 7 CD pour tout l'arbre qui est représenté sur 4 périodes (voir aussi une autre instanciation en figure 4.14). L'âge de l'arbre est donc de 28 CD. La durée de développement des unités de croissance est de 6 CD pour l'âge physiologique 1 (bleu), 5 CD pour l'âge physiologique 2 (vert) et 4 CD pour l'âge physiologique 3. Les pauses structurelles en début d'axe ramifié et celles à la fin des périodes permettent la resynchronisation de tous les méristèmes en début de période de croissance. Ceux-ci ont une probabilité $b_u$ de créer un phytomère pendant leurs périodes d'activité (pour le premier phytomère d'une UC : $b_u = 1$). Les axes d'âge physiologique 2 et 3 ont un taux de ramification respectivement $a_2$, $a_3$, et la viabilité des méristèmes au niveau de l'unité dans ces axes est respectivement $c_2$, $c_3$. L'axe principal ne meurt pas ($c_1 = 1$, non noté sur la figure). On calcule facilement la probabilité d'existence d'un phytomère qui dépend de la plus courte distance du chemin de la base jusqu'à lui. La somme des probabilités donne l'espérance du nombre de phytomères créés et, multipliée scalairement par les puits associés, donne la demande potentielle de la structure.

## Calcul de la croissance des structures rythmiques et synchrones

Dans ce cas, pour simplifier, la structure est observée en fin de période ; mais sa construction se fait en réalité de façon continue cycle par cycle. Il n'y a pas de

différence du point de vue du calcul entre une structure continue et une structure rythmique. Tout se passe au niveau du cycle de développement qui pilote les méristèmes et qui est, la plupart du temps, aussi un cycle de croissance. Mais les résultats du calcul de la croissance sont à représenter au niveau des unités de croissance selon leur rang et non plus au niveau des axes où les pauses structurelles et aléatoires perturbent l'identification du rang en phytomères sur l'axe en fonction de sa position en cycles de développement. Ainsi, selon le système GreenLab d'automate botanique à double échelle, un phytomère n'est pas repéré par son rang sur l'axe, mais par le rang de son unité de croissance mesuré en période sur l'axe, puis par son rang dans l'unité. Une unité est caractérisée par son âge physiologique et son âge chronologique exprimés en périodes. Elle est décrite en série organique à partir de la base, organe par organe, selon le rang du phytomère (série organique simple). L'axe est décrit, unité par unité, selon leur rang à partir du sommet par le poids des compartiments d'organes des unités de croissance (série organique composée). Tous les axes sont décomposés en unités triées selon leurs âges chronologiques et physiologiques et toutes les unités décomposées en phytomères et séries organiques triés selon leurs rangs à partir de la base. Toutes les unités en fin d'axes vivants sont synchrones. Tous les premiers phytomères des unités apparues en même temps sont synchrones. Ce système permet de bâtir les séries organiques simples et composées de structures complexes.

La visualisation des structures végétales reste inchangée, elles peuvent être dessinées en mode chronologique ou topologique.

Il s'agit maintenant de pouvoir calculer les biomasses des phytomères contenus dans les unités de croissance pendant le processus de croissance grâce à la structure potentielle. La simulation stochastique d'un échantillon de plantes computationnelles dont on calcule la réalisation moyenne par le tri des unités homologues n'est pas suffisante, car elle ne contient qu'implicitement les valeurs des paramètres, alors que le calcul par la structure potentielle les contient explicitement par sa formulation mathématique. Ce calcul permet donc d'étudier le comportement du modèle et de mettre en œuvre les méthodes inverses (chapitre 11). Bien que le modèle GreenLab lui-même ne soit qu'une approximation de la réalité basée sur des processus de renouvellement, celle-ci s'avère robuste pour les structures à croissance continue ; il s'agit de tester si elle fonctionne toujours bien pour les structures synchrones simulées à croissance rythmique, condition d'opérationnalité pour la calibration du modèle GreenLab sur les arbres.

## Croissance des structures synchrones monocycliques

Ces structures ont une période faite de *Tuc* cycles de croissance. On choisit ici de faire cesser la photosynthèse après la durée *Td* qui concerne le développement de

l'unité de croissance. On prend comme modèle les données de la figure 6.15, et on utilise les probabilités intrinsèques au fonctionnement du méristème (taux de ramification, de mortalité,…). On procède à des simulations stochastiques et on compare les séries organiques moyennes avec les valeurs respectives calculées par le modèle à partir de la structure potentielle.

### Cas des structures avec expansion d'UC préformée

Ce type de structure concerne les arbres du type érable ou marronnier, dont les unités dilatent leur partie préformée en début de croissance sur un temps court (quelques semaines) comparé au temps de fonctionnement de l'unité elle-même, du printemps à l'automne. Les méristèmes créent leurs phytomères préformés pendant une période de *Td* cycles de développement. Après la dormance hivernale, l'expansion de l'unité se produit en un temps court. Puis le fonctionnement photosynthétique suit pendant toute la saison. Si on conserve la même durée de cycle pour la croissance et le développement, une UC devrait fonctionner sur environ 100 CD pendant une saison, ce qui obère rapidement la possibilité de simuler les arbres. Or pendant le fonctionnement photosynthétique, la surface des feuilles ne change pas et la biomasse fabriquée résulte de l'accumulation de la radiation. On supposera donc pour simplifier que l'expansion de l'unité de croissance se fait immédiatement au dernier cycle de la préformation et que tout le fonctionnement est assuré pendant la durée de ce cycle, la biomasse fabriquée allant aux fruits et aux cernes. Ce dernier cycle est suivi d'une pause conventionnelle qui marque la fin de la période (il est inutile de les multiplier). Pour faire fonctionner l'unité de croissance, il faut donc *Td* cycles de développement pour former les phytomères, dont le dernier cycle assure l'expansion et le fonctionnement. Une pause clôture la période de croissance. On a donc *a minima*, $Tuc = Td + 1$ CD nécessaires par période (figure 6.16). Le fait de concentrer l'expansion de l'UC et son fonctionnement sur un seul cycle, revient à simuler un système à compartiments avec un méta-phytomère. Cette méthode permet de simuler la croissance de grands arbres (érable, chapitre 6.12).

Tous les phytomères créés dans une unité préformée sont identiques dans le modèle. On choisit de simuler ce modèle de structure avec des méristèmes dont le fonctionnement stochastique est complet pour le processus de Bernoulli, la ramification et la viabilité.

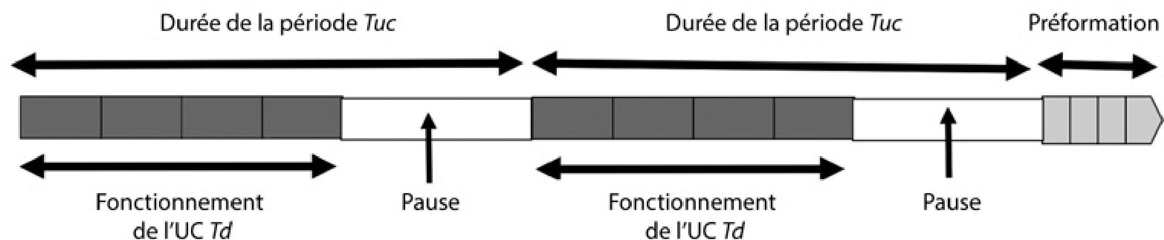



**Figure 6.16.** Fonctionnement d'une unité de croissance avec expansion d'une partie préformée.

Cette dernière se constitue en *Td* cycles de développement. Son expansion se fait au début du cycle *Td* et son fonctionnement pendant le cycle *Td*. Une pause suit pour compléter la période de croissance de l'unité qui se produit sur *Tuc* cycles de développement. En tête de l'axe, la préformation de la nouvelle unité de croissance à mettre en place.

Considérons l'exemple suivant. On simule 50 structures stochastiques âgées de 5 périodes qui possèdent 7 cycles de développement (*Tuc* = 7). Il y a trois âges physiologiques. La production potentielle de l'automate botanique choisi est directement visible (figure 6.15). Le temps de développement de l'unité de croissance de l'âge physiologique 1 est $Td_1$ = 6 CD, celui de l'âge physiologique 2 est $Td_2$ = 5 CD, de l'âge physiologique 3 $Td_3$= 4 CD. Le nombre de phytomères par unité suit une distribution binomiale. L'expansion des phytomères de l'unité est simultanée. Les paramètres du méristème sont $b_u$ = 0,8 pour le processus de Bernoulli, $a_2 = a_3 = 0{,}8$ *et* $c_2 = c_3 = 0{,}9$ respectivement pour les taux de ramification et de viabilité des axes d'âge physiologique 2 et 3. Il y a donc une grande variabilité entre les simulations des plantes computationnelles réalisées (figure 6.15). Le tableau suivant montre le bon accord entre les moyennes des nombres de phytomères produits par âge physiologique dans les 50 simulations et les valeurs prédites par la structure potentielle.

Nombres moyens de phytomères simulés et calculés à la période 5.

| | Calculés | Simulés |
|---|---|---|
| *φ*1 | 25 | 25,4 |
| *φ*2 | 46,1 | 42,1 |
| *φ*3 | 18,3 | 21,4 |

| | Calculés | Simulés |
|---|---|---|
| *φ*1 | 25 | 25,4 |
| *φ*2 | 46,1 | 42,1 |
| *φ*3 | 18,3 | 21,4 |

On rappelle ici que le paramètre $b_u$ au premier phytomère est forcé à 1 pour

synchroniser l'expansion des UC en début de période. L'UC potentielle du tronc a donc 1 + 0,8 × 5 = 5 phytomères et à l'âge 5, 25 phytomères sont donc produits par le tronc. Les paramètres de fonctionnement sont : $r$ = 10, $\varepsilon$ = 0,05, $E$ = 1, *Sp* très grand et les puits des organes sont égaux à 1. Le temps de fonctionnement des feuilles est $t_a$ = 6. Lorsque l'UC a dépassé 6 CD, le fonctionnement sources-puits cesse pour tous les phytomères et les UC entrent en pause jusqu'à *Tuc* = 7 CD, pour compléter la période. Dans cet exemple (figure 6.17), compte tenu des paramètres, on a une croissance libre à l'équilibre et le modèle produit 1 g par période.

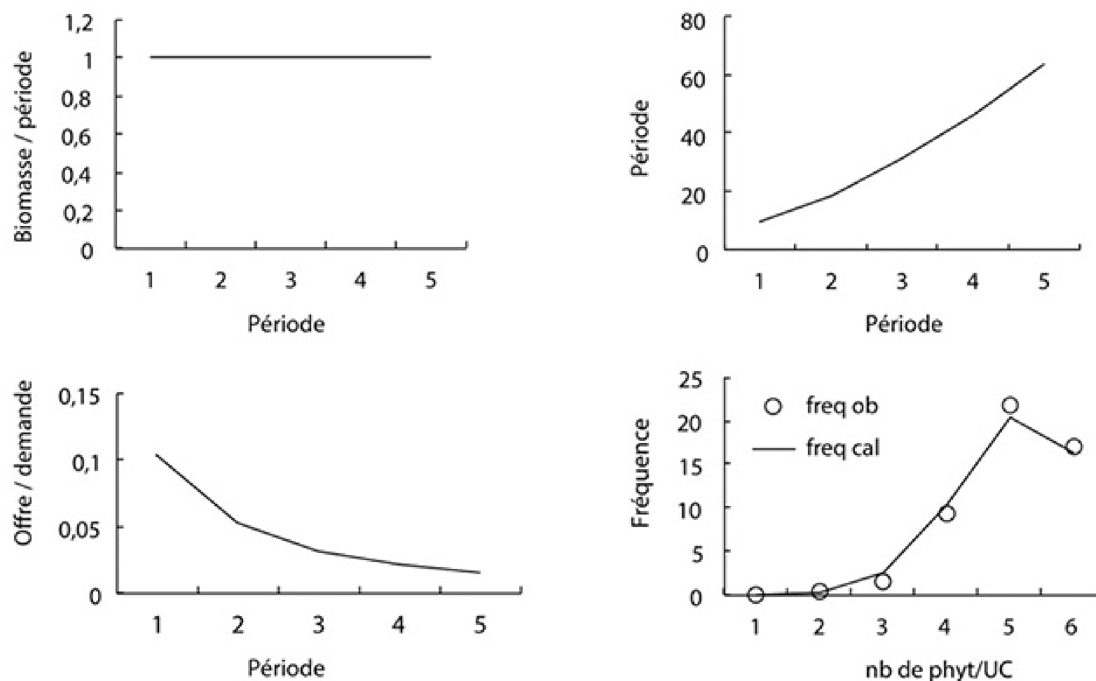



**Figure 6.17.** Bilan d'une structure synchrone en croissance libre équilibrée.

On vérifie que la structure produit 1 g par période. La demande se concentre sur le cycle d'expansion de la préformation, elle croit au cours du développement sous l'effet de la ramification et de l'allongement des axes, ce qui a pour effet de diminuer le rapport *Q/D* et donc le volume des phytomères. La distribution du nombre de phytomères par UC du tronc suit bien la loi binomiale *B*(4, 0,8) décalée de 1 (moyenne des observations : points, valeur théorique : ligne).

Considérons les séries organiques composées des poids des compartiments d'organes dans les UC. Dans cet exemple, les organes d'une UC sont identiques. La figure 6.18 montre le bon accord sur les moyennes des séries composées simulées et des séries calculées.

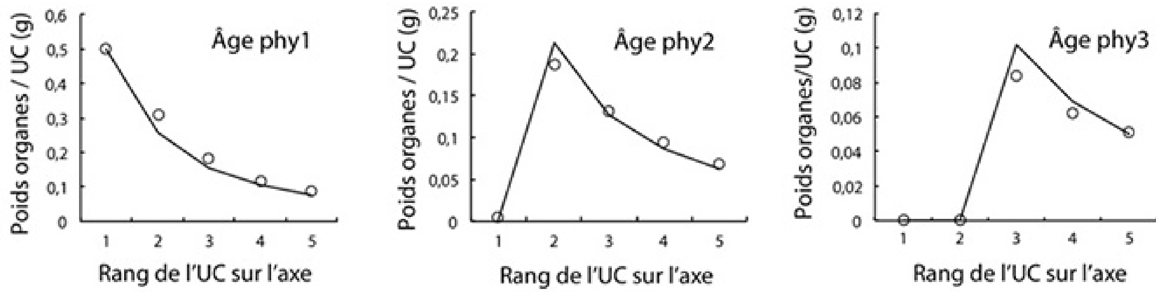



**Figure 6.18.** Comparaisons entre les poids calculés des séries d'organes composées (lignes) qui sont les compartiments dans les UC, et les moyennes des séries respectives simulées (○) obtenues avec 50 simulations, pour les 3 âges physiologiques sur 5 périodes de croissance. L'accord est satisfaisant.

La figure 6.19 présente 3 réalisations stochastiques parmi les 50 plantes simulées ainsi que la structure potentielle associée. Les processus stochastiques qui pilotent les méristèmes offrent ici une variabilité complète sur le développement des axes, leurs ramifications et leurs mortalités. L'usage des séries organiques montre ici son intérêt, car les moyennes des simulations convergent vers les valeurs théoriques prévues par la structure potentielle. On remarque que la dimension des feuilles ne varie pas à l'intérieur de l'UC. La phyllotaxie alterne basée sur l'âge chronologique permet de deviner les pauses intercalaires dues au processus de Bernoulli de paramètre $b_u$.

Il est donc possible de simplifier ce type de structure avec des unités préformées. L'unité de croissance peut être considérée comme un méta-phytomère composé de phytomères identiques, qui sont tous formés en un seul cycle. Le nombre de cycles de développement et de croissance se réduit ainsi à un cycle par période. Les pins, les érables, les marronniers, par exemple peuvent être simulés de cette manière.

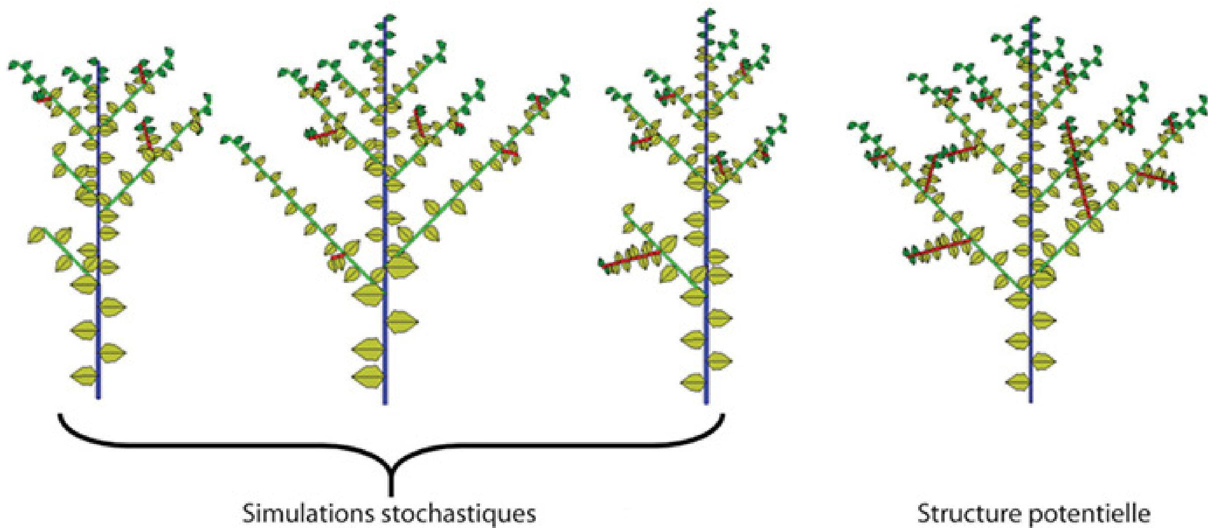


**Figure 6.19.** Trois simulations stochastiques d'une structure âgée de 5 périodes dont les unités de croissance sont préformées.

Le nombre de phytomères par UC varie selon le processus de Bernoulli. L'effet des taux de ramification et de mortalité sont visibles et engendrent une grande variabilité structurale. La structure potentielle permet de calculer vers quelles moyennes tendent les poids des organes des unités de croissance simulées.

### Cas des structures avec expansion d'UC néoformées

Dans le cas d'unités de croissance néoformées, celles-ci sont toutes synchrones en début de période et les méristèmes terminaux n'ont pas de réserve de phytomères préformés. Les phytomères, aussitôt créés, entrent en expansion immédiatement. La croissance de l'unité est donc continue comme au début de ce chapitre. Contrairement au cas, décrit précédemment, des unités de croissance préformées, les phytomères ont tous ici un volume différent selon leur rang dans l'unité de croissance, puisque l'expansion des phytomères est séquentielle et dépend de l'offre sur la demande *Q/D* à chaque cycle. Une autre particularité liée à la néoformation tient au fait que l'arrêt du développement suit une distribution en CD assimilable à une loi binomiale (positive ou négative). Cette loi, ajoutée au processus de Bernoulli qui met en place les phytomères, induit une loi composée au niveau de la distribution du nombre de phytomères par unité de croissance. On démontre mathématiquement que la composition d'une loi binomiale et d'un processus de Bernoulli donne une autre loi binomiale de même nature (positive ou négative). Sans suivi de croissance, on ne peut donc pas extraire le paramètre $b_u$ de Bernoulli à partir de la distribution néoformée observée. Le nombre de pauses qui suit l'arrêt de développement est complémentaire de façon à réaliser la période de *Tuc* CD (figure 6.20). On trouve ce type de fonctionnement d'UC sur le cacaoyer ou le teck par exemple.

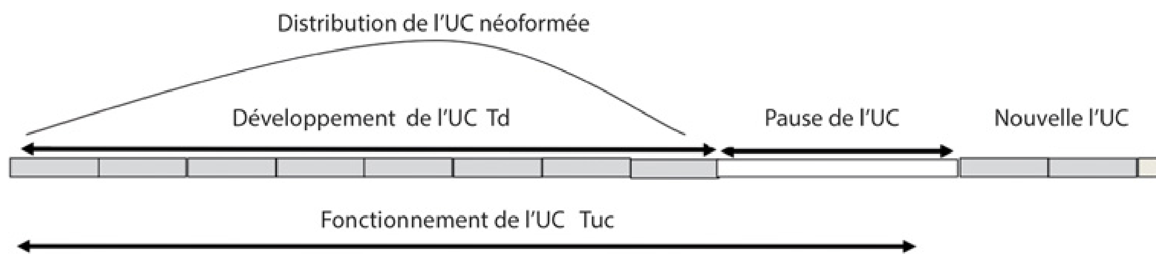



**Figure 6.20.** Fonctionnement d'une unité de croissance avec création d'une partie néoformée.

Cette dernière suit une distribution sur *Td* cycles de développement qui est une loi binomiale. Le nombre de cycles de pauses est complémentaire du nombre de phytomères mis en place de façon à constituer la période de *Tuc* cycles de développement. La probabilité d'existence d'un phytomère selon son rang dans l'unité potentielle est sous dépendance de la distribution du nombre de phytomères néoformés et du paramètre $b_u$.

On décrit la ramification comme étant acrotone afin de définir l'UC potentielle. Trois âges physiologiques sont définis et repérables par leurs couleurs. Les unités de croissance (UC) du tronc (bleues) portent des branches (vertes) et des rameaux (rouges). Les branches portent des rameaux (rouges). Les distributions néoformées des UC sont des lois binomiales différentes selon les âges physiologiques.

Dans l'exemple choisi, la période est composée de *Tuc* = 10 CD. Trois âges physiologiques sont retenus. L'UC potentielle est composée de 9, 7, 5 phytomères respectivement pour les âges physiologiques 1, 2 et 3. Les lois d'arrêt en néoformation sont respectivement les lois binomiales *B*(9, 0,8), *B*(7, 0,8), *B*(5, 0,8). De plus, le processus de Bernoulli est fixé à la valeur $b_u$ = 0,8. La structure des UC est divisée en deux parties :

Répartition des UC en types de phytomères

| | **UC distale** | **UC basale** |
|---|---|---|
| *φ*1 | U12 = 2 | U13 = 7 |
| *φ*2 | U22 = 2 | U23 = 5 |
| *φ*3 | | U33 = 5 |

Ces zones définissent les types de branches portées. Pour simplifier dans cet exemple, on suppose que le taux de ramification vaut *a* = 1 si le phytomère existe et que le taux de mortalité est nul (*c* = 1). L'automate botanique est ainsi défini et permet de calculer le nombre de phytomères produits à chaque période (année) de développement. On procède à 20 simulations aléatoires de la plante computationnelle à l'âge 5. Le tableau suivant montre le bon accord entre les moyennes des nombres de phytomères produits par âge physiologique dans les 50 simulations et les valeurs prédites par la structure potentielle.

Nombres moyens de phytomères simulés et calculés à la période 5

| | **Calculés** | **Simulés** |
|---|---|---|
| *φ*1 | 29,2 | 29,8 |
| *φ*2 | 73,9 | 74,8 |
| *φ*3 | 226,8 | 228,4 |

On définit ensuite les paramètres de fonctionnement des organes. On se place dans les conditions de la croissance libre (*Sp* très grand). On fixe le paramètre *r* = 40, et les temps de fonctionnement et d'expansion des organes à : $t_a = t_x$ = 9 CD. Tous les puits sont constants et valent 1. La croissance de la structure potentielle est exponentielle et on visualise l'évolution de l'offre et de la demande (figure 6.22)

L'aspect cyclique est manifeste. La demande s'annule en fin de période de croissance, mais pas l'offre qui reste latente sous forme de réserve, pour la période

suivante. Le rapport *Q/D* varie à chaque CD et les organes auront donc tous des volumes différents. On procède ensuite à la comparaison des résultats entre les moyennes des simulations et les calculs sur 5 périodes de croissance pour les séries organiques simples (organes des phytomères) et composées (compartiments des UC). On les regroupe selon leurs âges chronologiques et physiologiques.

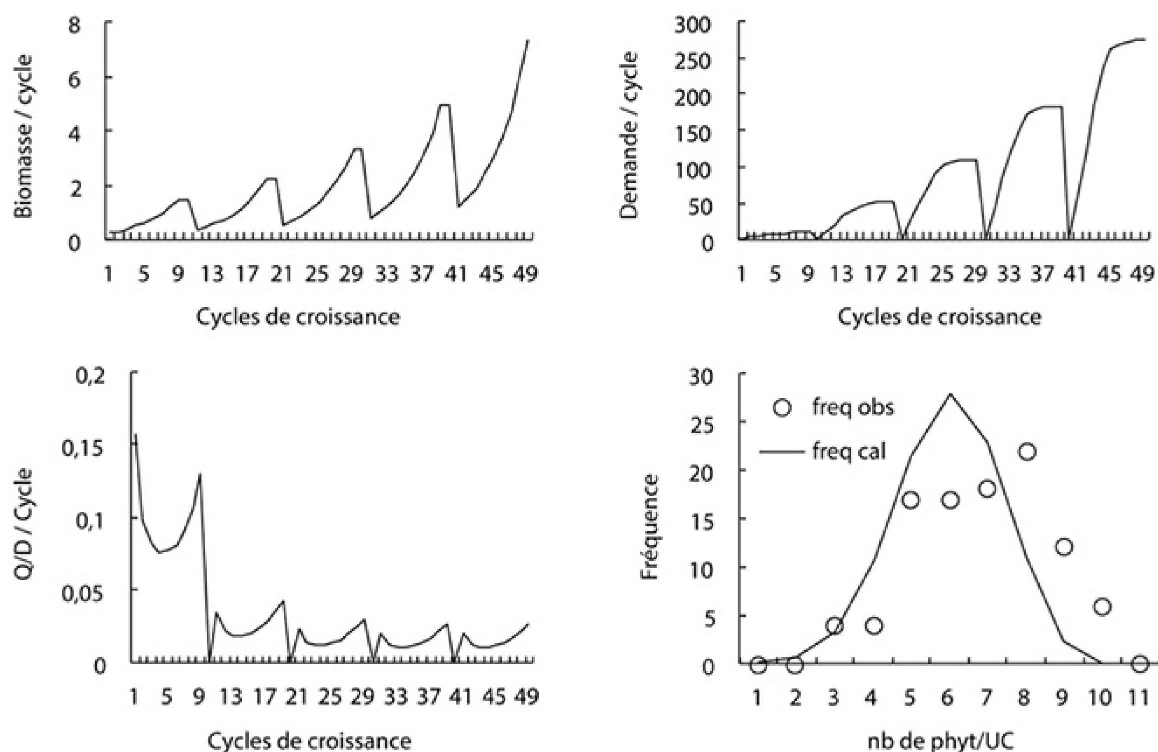



**Figure 6.21.** Évolutions de l'offre et la demande et du rapport *Q/D* pendant la croissance d'une structure synchrone et rythmique avec unités de croissance néoformées.

Comparaison entre la distribution du nombre de phytomères/UC du tronc et la distribution théorique. Il y a une dispersion due à la faiblesse de la taille de l'échantillon.

On trie les séries organiques simples et simulées selon le rang du phytomère à partir de la base et on les compare aux valeurs calculées. Ces dernières nécessitent de transformer les séries chronologiques de la structure potentielle en séries topologiques, en utilisant la loi binomiale négative (figure 6.20).

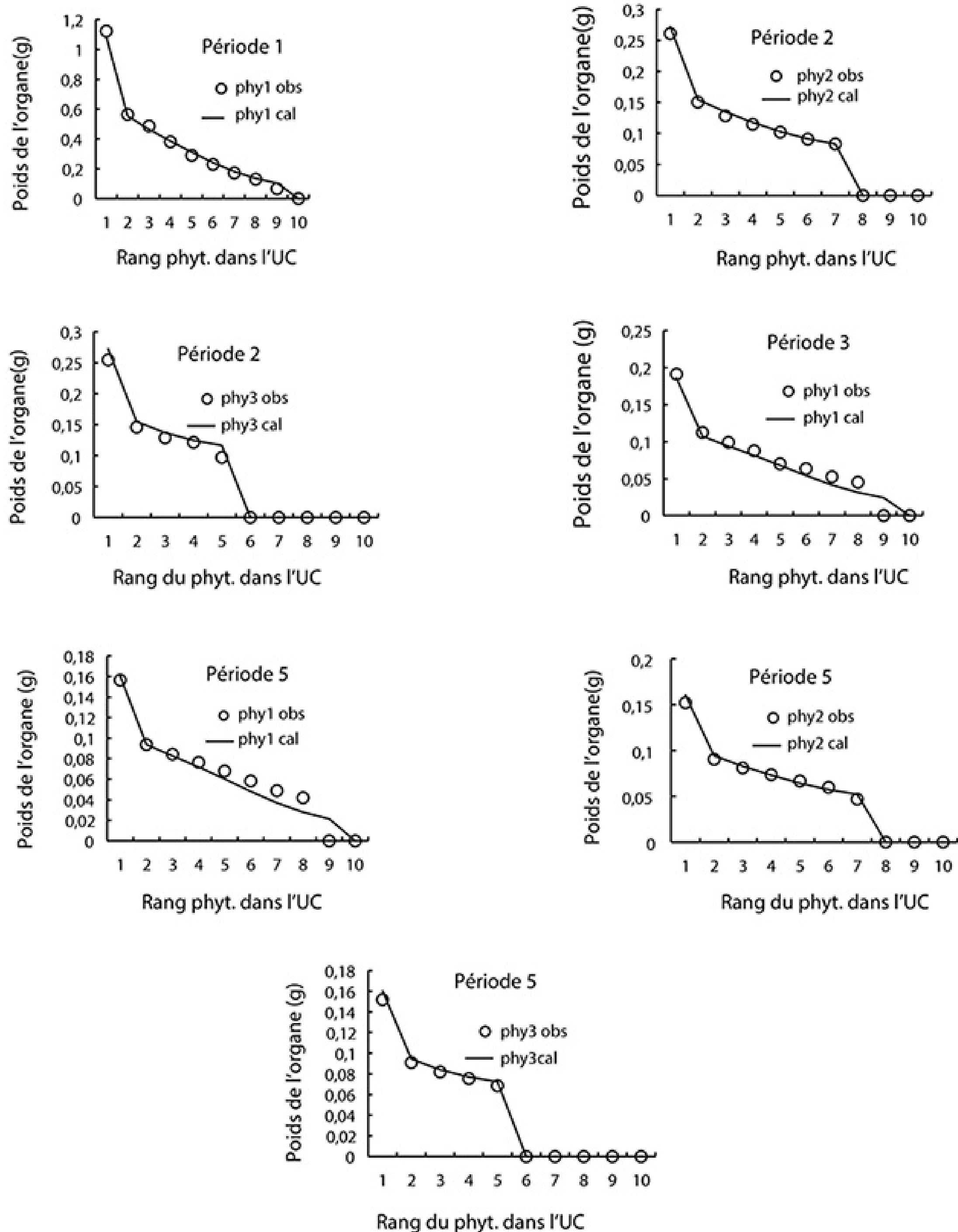



**Figure 6.22.** Affichage des séries organiques simples simulées (○) et calculées (lignes) pour les âges physiologiques 1, 2 et 3, et pour les âges chronologiques 1, 2, 3 et 5 exprimés en périodes de 10 CD dans une croissance avec unités de croissances néoformées.

Les moyennes des simulations tendent bien vers les valeurs extraites de la structure potentielle.

L’accord est satisfaisant, au niveau des poids des organes. Cela implique qu’il y aussi un bon accord sur l’ajustement des poids cumulés des organes (compartiments) dans les UC qui forment des séries organiques composées le long des axes. Comme les pauses ne jouent pas dans le cumul des poids des organes par UC, on peut comparer directement les séries composées extraites de la structure potentielle avec les moyennes de leurs homologues simulées (figure 6.23).

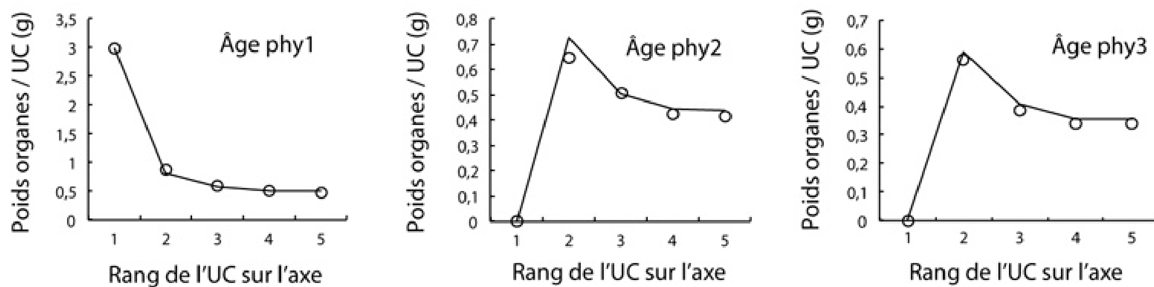



**Figure 6.23.** Total des poids des organes dans les UC (séries organiques composées) simulées et calculées, selon les âges chronologiques et physiologiques, par périodes de 10 CD. L’adéquation est une conséquence observée en figure 6.22.

La figure 6.24 affiche 3 simulations stochastiques de la plante computationnelle ainsi que la structure potentielle associée. Comme il n’y a ni taux de ramification ni mortalité, toute la variabilité provient des distributions des UC néoformées dont la loi d’arrêt de développement est une loi binomiale propre à chaque âge physiologique. Cette loi se compose avec le processus de Bernoulli. Les axes de type 3 se trouvent ramifiés à la fois sur le tronc et les branches. Ce type de structure rythmique se trouve par exemple chez les arbres qui n’ont pas de bourgeons avec écailles qui protègent une partie préformée. C’est le cas de nombreux arbres tropicaux,

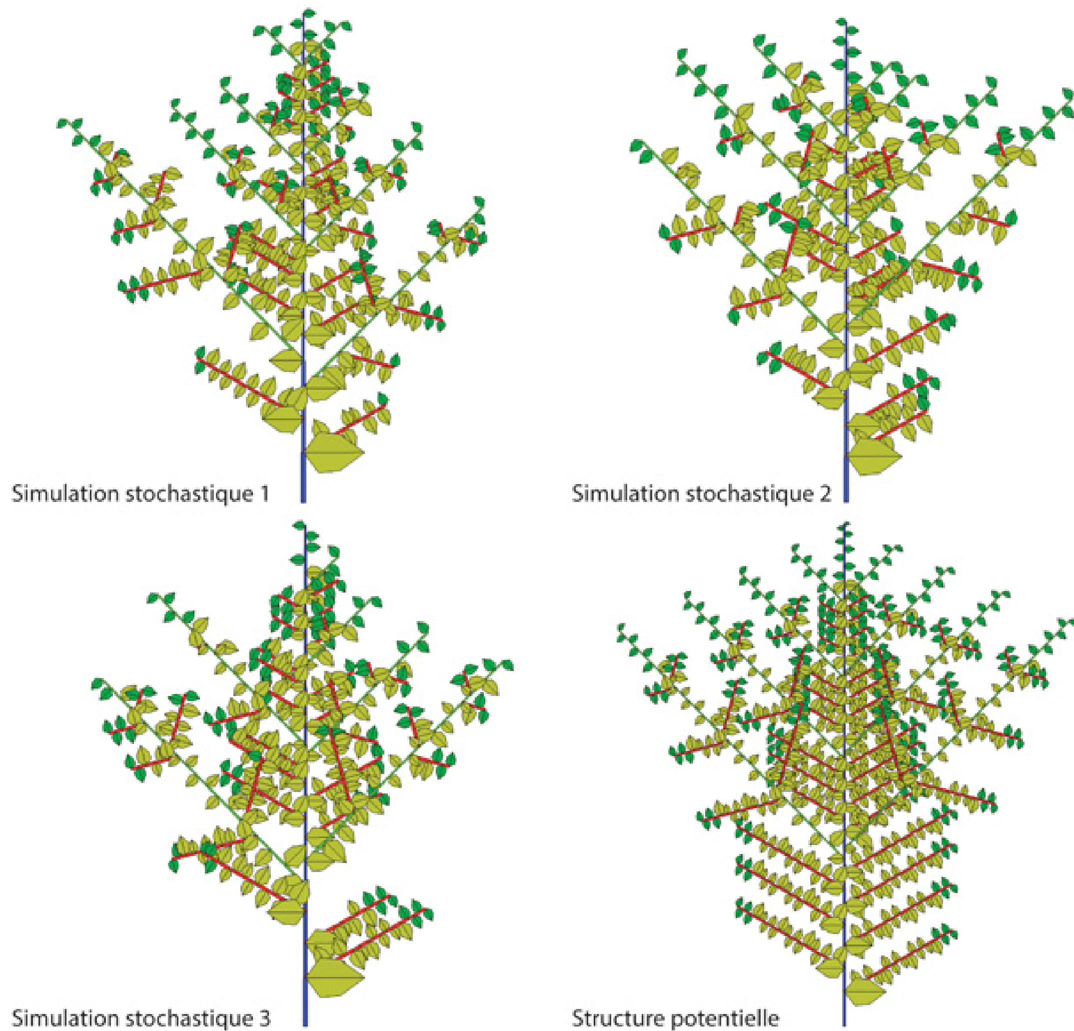



**Figure 6.24.** Trois simulations stochastiques d'une structure dont les UC sont néoformées et une représentation de la structure potentielle associée.

Le nombre de phytomères par unité de croissance varie selon une loi d'arrêt de fonctionnement du méristème qui est une loi binomiale qui se compose avec le processus de Bernoulli. Il n'y a pas de mortalité dans cet exemple et tous les phytomères réalisés ramifient. La structure potentielle permet de calculer vers quelles moyennes tendent les poids des organes selon leurs rangs dans les séries simples et composées des UC simulées.

## ⏵⏵ Autres types de croissance d'arbres

Il existe d'autres types de morphogenèse d'arbres que nous avons déjà évoqué sous l'angle du développement et qui ont fait l'objet d'étude du point de vue de la croissance avec le modèle GreenLab, mais que nous n'abordons pas dans cet ouvrage. Ce sont les arbres à unité de croissance mixte, comme le merisier, à polycyclisme comme le noyer, ou asynchrone comme l'hévéa. Dans ces exemples

l’usage de la structure potentielle reste efficace pour calculer le comportement moyen des plantes simulées.

## ⏩ À retenir

Dans le cas stochastique, la distribution des axes végétatifs dans une plante est désordonnée. La mortalité qui est incontournable par ses effets sur la demande conduit à la présence d’axes morts dans l’architecture. Cependant, si les concepts d’âge physiologique et de pool commun de biomasse sont validés, tous les axes de même âge physiologique et chronologique sont semblables et proviennent de la même distribution statistique, quelle que soit leur position dans la structure. Une fois les paramètres du fonctionnement des méristèmes connus, on peut rassembler les axes selon leur âge physiologique et trier les séries organiques obtenues simples ou composées, selon leur rang.

Toute structure végétale peut être ainsi décomposée en un petit nombre de séries organiques (égal au nombre d’âges physiologiques multipliés par le type d’organes) qui contiennent toute l’information relative à l’historique des relations sources-puits pendant la croissance.

L’intérêt de la méthode tient à la constitution des séries organiques qui est indépendante de la complexité du modèle architectural avec ses réitérations. Elles sont identifiables par le botaniste ou l’agronome. Les séries organiques peuvent être constituées à partir de sondages dans l’architecture de la plante. Ceux-ci sont suffisants pour estimer le poids de la plante ! Cette méthode ne nécessite pas la description intégrale de l’architecture de l’arbre, contrairement aux modèles de culture dont les mesures des compartiments d’organes doivent être complètes. Une telle description est irréaliste dans le cas des arbustes et des arbres dont la structure est trop volumineuse. Par ailleurs, une partie plus ou moins importante de l’architecture manque à cause de l’élagage des axes morts. Sans compter que sur les axes vivants une partie de l’information de l’âge chronologique liée au phytomère est perdue à cause du processus de Bernoulli.

Dans l’établissement des séries organiques, il faut prendre la précaution de ne considérer que les plantes de même âge chronologique et d’écarter les axes morts.

Les séries organiques constituent une cible efficace pour le calcul des paramètres sources-puits qui sont ne sont pas mesurables directement et qu’on ne peut estimer que par méthode inverse. Celle-ci, pour être mise en œuvre, nécessite d’avoir un modèle théorique qui permet d’ajuster les moyennes des simulations aux calculs. La structure potentielle fournit ce modèle qui s’ajuste bien aux données même dans les cas du fonctionnement le plus complexe des méristèmes.

Bien que le développement stochastique augmente la complexité du modèle, les types de mesures à effectuer sur les plantes stochastiques sont les mêmes que sur les plantes déterministes, ce qui est un avantage pour l'expérimentateur.

Le comportement de la plante moyenne du peuplement simulé tend vers celui de la plante potentielle pour le développement et la croissance. Les résultats concernant les conditions d'une croissance libre ou limitée à l'équilibre, telle que définie au chapitre 5 pour la structure déterministe, s'appliquent à la croissance de la structure potentielle. L'ensemble des résultats s'appliquent à l'automate botanique complet à double échelle avec des taux de ramification et de viabilité mêmes variables en fonction de l'âge chronologique.

La simulation stochastique du modèle est d'un grand intérêt. Elle permet d'obtenir des structures qui en sont de pures réalisations. L'efficacité de l'assimilation des données et des méthodes inverses peuvent être ainsi testées dans les meilleures conditions (chapitre 11). Une comparaison satisfaisante entre les moyennes des séries organiques simulées et celles, homologues, issues de la structure potentielle, permet d'envisager de passer à l'étude des plantes cultivées (chapitres 12 et 13). Enfin, dans ce chapitre, les cas particuliers plus complexes, des rameaux anticipés ou rameaux retardés, le polycyclisme, les arbres tropicaux asynchrones comme l'hévéa, ne sont pas traités dans cet ouvrage.

# Chapitre 7

# Modélisation de l'acropétalie et de la basipétalie chez les plantes herbacées

MengZhen Kang, Philippe de Reffye

Hua Jin, Ep Heuvelink, Amélie Mathieu, Véronique Letort ont contribué à ce chapitre

Ce chapitre présente le cas des herbacées dont la croissance et le développement nécessitent des adaptations particulières du modèle GreenLab, publié dans (Kang *et al.*, 2010). Rappelons que le terme « développement » correspond à la création des phytomères sous l'effet du fonctionnement des méristèmes et celui de croissance à l'expansion de leurs organes sous l'effet de l'acquisition de la biomasse.

Les herbacées montrent une grande variabilité sur le plan architectural. L'absence de bois, sous forme de croissance secondaire, les caractérise. Diverses cultures en serre comme les tomates, les poivrons, plantes monocaules suite à une taille systématique des méristèmes axillaires, ont un développement indéterminé et forment des tiges de plusieurs mètres que l'on peut enrouler. D'autres cultures en champ comme les colzas, les chrysanthèmes, forment des rosettes de feuilles à la base, surmontées d'une inflorescence à développement déterminé dont les axes ont une floraison terminale.

Le développement des tiges herbacées comme le maïs, le tournesol est rapide de l'ordre de 1 à 2 phytomères par jour, alors que chez les plantes ligneuses, comme le caféier ou le cotonnier, il est de l'ordre de 1 à 2 phytomères tous les 15 jours. Cela a de grandes conséquences sur la croissance. Ainsi, pour une même durée de fonctionnement en temps calendaire, le nombre de cycles de fonctionnement sera beaucoup plus élevé chez une plante herbacée que pour une plante ligneuse. La croissance

annuelle d’un tournesol sur quelques mois nécessite 120 CD pour être suivie, alors qu’il ne faut que 20 CD par an pour suivre celle d’un caféier. Si le principe du fonctionnement du modèle GreenLab reste inchangé d’un type de plante à l’autre, les durées des cycles respectifs en temps thermique ou calendaire peuvent subir d’importantes variations. Pour simplifier, l’usage veut que sur une plante donnée le cycle de développement est le même que celui de la croissance. Mais si on veut faire pousser ensemble un maïs et un caféier par exemple, il faut s’aligner sur le cycle de développement et de croissance le plus rapide. Ainsi, le maïs produit en moyenne 1 phytomère tous les 2 jours (données CAU) et le caféier robusta 1 phytomère tous les 20 jours. Le développement du caféier est donc environ 10 fois plus lent. La synchronisation entre les deux plantes se fait avec le rapport de rythme qui démultiplie le développement. Ainsi, pour un rythme de développement $w_1 = 1$ pour le maïs, celui du caféier sera $w_2 = 0{,}1$, ce qui correspond à 10 cycles de croissance pour un cycle de développement. La durée du cycle de croissance est la même pour les deux plantes qui sont désormais synchronisées à la fois en croissance et en développement.

Sur le plan phénologique, les herbacées à rosette ont essentiellement deux phases de développement : la première végétative, la seconde florale. Dans la première phase, tous les phytomères se mettent en place selon les règles de fonctionnement de l’automate botanique, mais leur expansion ne suit pas nécessairement immédiatement leur création. Les ramifications peuvent rester préformées en attente d’expansion, tant que la floraison n’est pas déclenchée.

Si l’expansion des organes en croissance est immédiate et coïncide avec leur mise en place par le développement ou est décalée d’un retard fixe en cycles, les cohortes d’organes liées à la croissance sont les mêmes que celles engendrées par le développement. Mais dans le cas des herbacées, l’expansion des organes préformés des ramifications est déclenchée avec un retard qui ne dépend plus seulement du moment de leur création mais aussi de leur type et de leur position dans la structure topologique engendrée par le schéma de développement. Autrement dit, les cohortes d’organes liées au développement ne coïncident plus avec les cohortes d’organes liées à la croissance. Ceci empêche la factorisation en sous-structures sous la dépendance de la notion d’âge physiologique, comme elle est décrite au

chapitre 1. On ne peut donc plus effectuer les calculs de la croissance en mode matrice ; on doit travailler en mode liste. En revanche, les herbacées ayant un développement réduit par rapport aux arbres, le coût en calcul reste raisonnable. Si les ramifications préformées se dilatent à partir du sommet de la tige on est en présence de basipétalie (chrysanthème), alors qu'à partir de sa base, on est en présence d'acropétalie (*Spilanthes*).

## ⏩ Étude du développement des herbacées

Le plus souvent, chez les herbacées, les axes ont une floraison apicale qui arrête leur développement. Si la floraison apicale ne dépend que du stade de développement de l'axe végétatif, on obtient une structure comme celle de la figure 7.1a. Mais le plus souvent, sous la dépendance d'un âge ontogénique, la floraison est synchronisée dans toute la structure par la transformation simultanée des méristèmes végétatifs apicaux en méristèmes floraux ce qui arrête le développement de la plante (figure 7.1b).

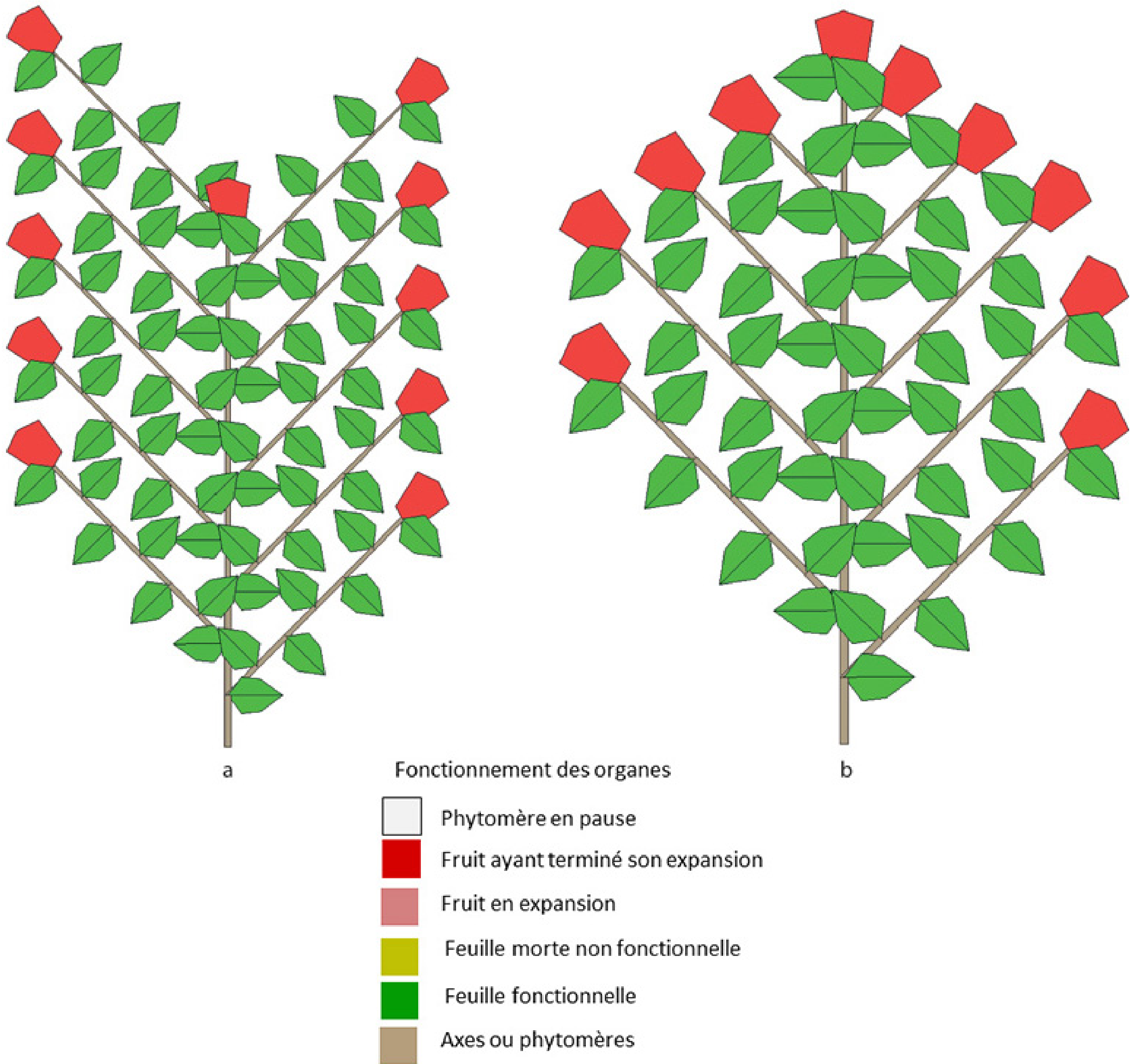



**Figure 7.1.** Développement des herbacées.

**a** : développement complet d'une structure avec des axes limités en âge chronologique par une floraison terminale. **b** : développement complet d'une structure avec axes limités par une floraison terminale selon un âge ontogénique. Quand l'axe principal fleurit, les autres axes fleurissent ensembles même s'ils n'ont pas achevés leurs développements.

Le développement de l'architecture des herbacées n'est visible que sur les phytomères qui ont déclenché leur expansion. Les ramifications axillaires les plus développées, c'est-à-dire celles qui ont le plus de phytomères, sont les plus basales sur la tige, car apparues en premier. Mais ces ramifications restent souvent embryonnaires à l'état préformé, en attente d'expansion. On

peut cependant compter leurs phytomères avec une loupe binoculaire et reconstituer leur structure. Il y a donc un développement apparent qui correspond à la structure végétale visible et un développement complet qui prend en compte les parties préformées qui restent cachées et en attente d'expansion.

## Étude d'un exemple : développement apparent de l'architecture du colza

Chez les herbacées, le modèle classique de développement suit souvent une basipétalie marquée. Après un stade feuillé en rosette, la tige s'allonge en créant de nouveaux phytomères et en repoussant éventuellement les feuilles de la rosette, puis met en place une inflorescence terminale. On considère ici l'exemple du colza qui suit ce schéma avec une inflorescence de type racème. L'expansion des ramifications préformées va se produire en commençant par l'apex et se propager vers la base, inversement au schéma de développement. Les ramifications les plus basales restent embryonnaires (figure 7.2), car en fin de croissance la plupart des feuilles sont sénescentes en commençant par celle de la rosette, ce qui arrête la photosynthèse.

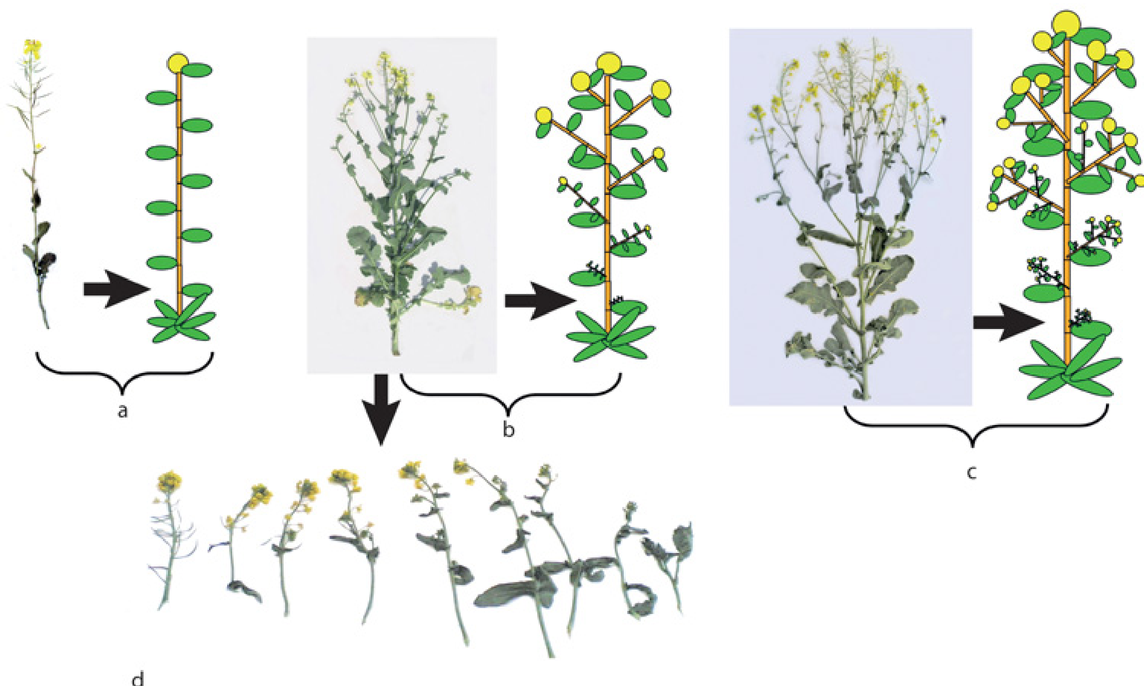



**Figure 7.2.** Architecture du colza. Trois plantes au même stade de croissance, mais avec des développements apparents différents.

À chaque photographie on associe à coté le schéma de développement apparent correspondant. La plante **(a)** (stressée) n'a fait qu'une tige feuillée avec un racème terminal, la plante **(c)** était isolée, elle ramifie à l'ordre 3. La plante **(b)** était plantée à une densité normale (équivalent à 30 plants par $m^2$), elle ne ramifie qu'à l'ordre 2. La série de ramifications de la plante (b) est étalée figure (d). La figure **(d)** montre à gauche le racème terminal, puis les séries de ramifications basipétales, terminée par un racème. Le nombre de folioles sur la ramification dépend de la distance de celle-ci à l'apex de la tige. Les dernières ramifications visibles sont en début d'expansion. Seules les deux premières feuilles sont déployées la totalité de la ramification n'est visible que dans le méristème terminal à l'aide d'une loupe binoculaire. Les entrenœuds plus basaux de la tige ont perdu leurs feuilles et les ramifications restent embryonnaires dans les méristèmes axillaires.

On peut relever le nombre de phytomères végétatifs avant la floraison de l'axe, sur les ramifications d'ordre 2 pour mettre en évidence la structure de la cime florale. On constate que la floraison est synchronisée sur tous les axes bien que leur développement apparent dépend du rang sur la tige.

Suivant les conditions locales de la croissance, alors que le développement potentiel est complet sous forme embryonnaire, seule une partie de la structure préformée subira une expansion dans le cadre d'une basipétalie plus ou moins marquée, ce qui donnera un développement apparent. Ainsi, dans des conditions de stress, la plante ne ramifie pas (figure 7.2a). En revanche, une plante isolée peut exprimer la totalité de son développement dans un environnement favorable (figure 7.2c). Dans les conditions normales de culture la densité par $m^2$ limite la ramification à l'ordre 2 (figure 7.2b).

**Tableau 7.1.** Nombre de phytomères sur les ramifications d'ordre 2 en fonction de leur rang sous le sommet d'une tige de colza (quatre observations en champ).

| Rang sous apex | Tige 1 | Tige 2 | Tige 3 | Tige 4 |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 2 | 2 | 1 | 2 | 2 |
| 3 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 4 | 3 | 3 | 4 | 4 |
| 5 | 4 | 5 | 4 | 5 |
| 6 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| 7 | 6 | 7 | 6 | 7 |
| 8 | 7 | 7 | 7 | 7 |
| 9 | 8 | 8 | 7 | 7 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 10 | 9 | ? | ? | ? |
| 11 | 8 | ? | ? | ? |
| 12 | ? | ? | ? | ? |

Au-delà du rang 8, on ne peut compter les phytomères qu'avec une binoculaire. Au-delà du rang 10, les ramifications sont encore trop embryonnaires pour être dénombrées (notées avec ?).

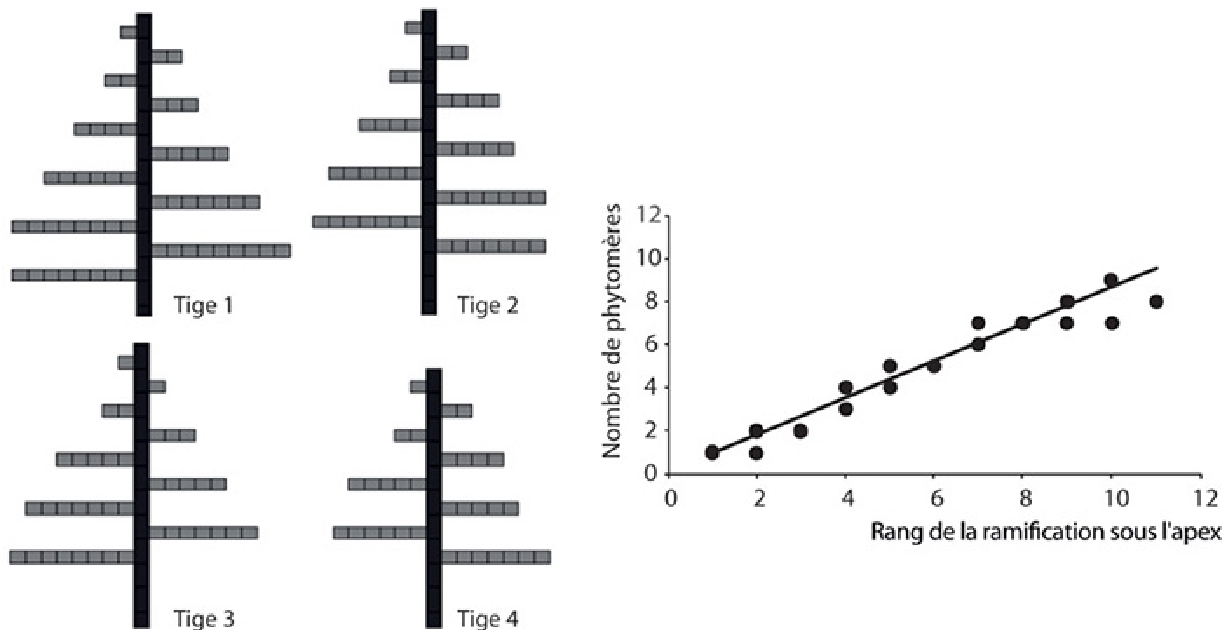



**Figure 7.3.** Développement et croissance du colza

**a :** structures topologiques de 4 cimes de colza. Seuls les phytomères qui portent des feuilles sont affichés. Les axes portent tous des racèmes terminaux qui se sont formés en même temps et qui arrêtent le développement végétatif. Les ramifications à la base ne peuvent être détaillées que sous loupe binoculaire. **b** : évolution du nombre de phytomères des ramifications d'ordre 2 en fonction du rang à partir du sommet de la tige chez les cimes de colza de la figure 7.3a. L'aspect linéaire provient de la régularité du développement de la cime dans son stade embryonnaire et de la synchronisation de la floraison des axes.

On ne peut compter le nombre de phytomères des ramifications au-delà du 12$^{e}$ rang sous l'apex de la tige car celles-ci n'ont pas encore commencé leur expansion. On remarque que le nombre de phytomères par axe latéral tend d'une façon linéaire vers un maximum autour de 8 phytomères. Sur la figure 7.3a, on affiche les structures topologiques des plantes mesurées qui correspondent au tableau 7.1.

L’aspect stochastique du développement est visible bien que peu marqué. L’analyse des cimes (chapitre 11), d’après le tableau 7.1, donne les paramètres de Bernoulli suivants pour les méristèmes des tiges et des ramifications d’ordre 2, soit : $b_1$ = 0,92 ; $b_2$ = 0,92 avec un rapport de rythme $w$ = 0,89.

Ce léger comportement stochastique trouble la régularité de la structure de la plante. Le rapport de rythme met en évidence un effet âge physiologique lié à l’ordre de ramification.

La même analyse peut s’effectuer sur les cimettes florales constituées par les ramifications d’ordre 3 sur l’ordre 2 sur la plante isolée de la figure 7.2c qui porte trois ordres de ramification. La basipétalie se retrouve d’une façon récursive sur les ordres 2. Seules les toutes premières ramifications d’ordre 3 sous l’apex ont leur expansion les autres restent embryonnaires. On remarque que le nombre de phytomères tend vers un maximum de quatre (figure 7.4)/

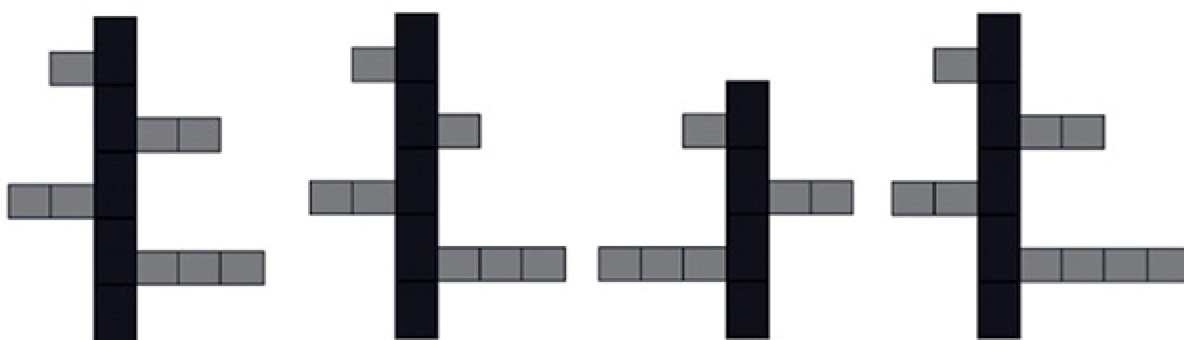


**Figure 7.4.** Exemples de cimettes d’ordre 2 de ramification et mesurées sur des plants de colza.

L’analyse des cimettes d’ordre 2 donnent des valeurs similaires de paramètres de Bernoulli à celles des cimes d’ordre 1 : $b_1$ = 0,92 ; $b_2$ = 0,96 ; $w$ = 0,89.

Remarque : sur l’échantillon de colzas analysés, il n’y avait pas d’ordre 4 visible. Il reste embryonnaire. Mais il peut apparaître dans des conditions culturales optimales (plante isolée et bien irriguée).

## Schéma générique du développement et de la croissance des herbacées

D'autres plantes herbacées étudiées comme le chrysanthème ou le *Spilanthes* montrent avec des variantes les mêmes types de développement et de croissance. On peut en déduire un schéma générique du développement des herbacées à rosette.

L'analyse du développement et de la croissance des herbacées, conduit aux observations suivantes :

– les méristèmes ont un fonctionnement continu et légèrement stochastique. Ils mettent en place une structure préformée avec des types d'axes bien identifiés notamment par un rapport de rythme et par un nombre maximum de phytomères ;

– l'expansion des organes d'un même phytomère n'est en général pas synchronisée. Les feuilles apparaissent d'abord, puis les entrenœuds qui espacent les feuilles successives en s'allongeant, et enfin en bout d'axe, l'inflorescence terminale ;

– selon l'emplacement dans la structure et le schéma de basipétalie, les organes vont en outre déclencher leur expansion avec un retard qui dépend de leur position dans la structure topologique et non de l'âge chronologique de leur création.

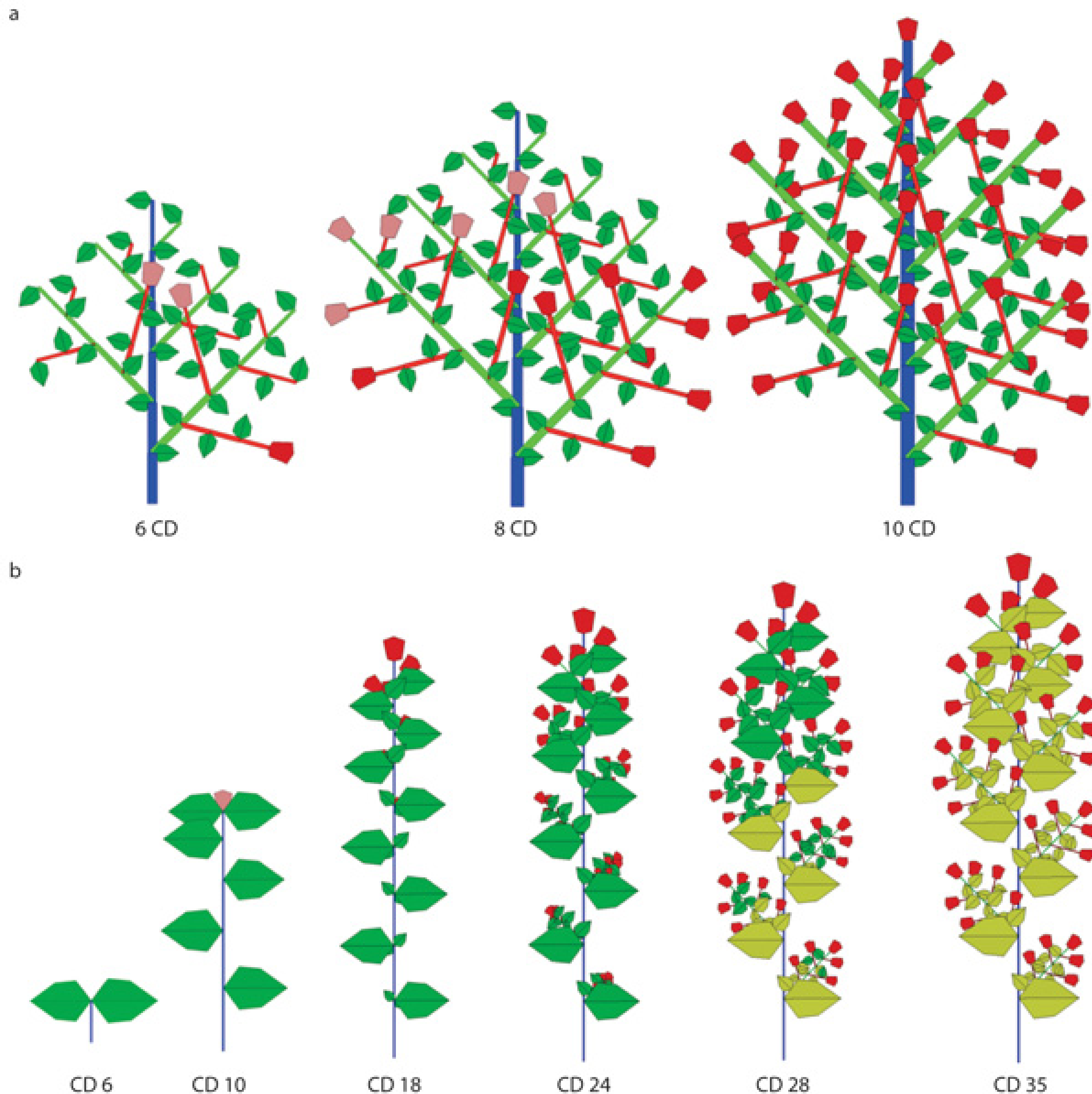



**Figure 7.5.** Croissance d'une herbacée et développement séquentielle d'une structure topologique.

**a** : développement séquentiel d'une structure topologique herbacée selon l'ordre de la création des organes en cohortes organisées selon les âges chronologique et physiologique. Il y a 3 âges physiologiques et 3 stades de développement affichés (6, 8, 10 CD). L'âge physiologique 1 fleurit au bout de 10 CD, l'âge physiologique 2 au bout de 6 CD et l'âge physiologique 3 au bout de 3 CD. À l'âge 9, la cime de la structure est encore en développement et seuls les axes qui ont atteint la limite de leur développement ont une floraison terminale. À l'âge 10, tous les méristèmes restés végétatifs fleurissent simultanément sous l'influence de l'âge ontogénique et le développement végétatif est achevé. Si les méristèmes se transforment en une fleur simple comme pour le chrysanthème la structure n'évolue plus. S'ils se transforment en racème comme pour le

colza, un développement entièrement floral va continuer, alimenté par la structure végétative sous-jacente.

**b** : croissance d'une herbacée avec un développement apparent issu de la même structure topologique que la figure 7.5a avec disparition des cohortes. Les puits des organes sont constants et sont les mêmes pour les 3 âges physiologiques. Leur durée d'expansion est de 20 CD et la durée du fonctionnement des feuilles est 25 CD. À 10 CD, le développement de la structure est achevé, identique à celui de la figure 7.5a, mais les ramifications préformées restent cachées à l'état embryonnaire à l'aisselle des feuilles, en attente d'expansion. À 35 CD, toutes les feuilles sont mortes et donc la croissance est achevée. La plante est vue cette fois-ci sous l'angle du développement apparent car l'expansion des phytomères ne suit pas simplement l'ordre de leur création. L'ordre d'expansion des organes d'un même phytomère se fait dans cet exemple suivant la séquence feuille-entrenœud-fleur bien qu'ils furent créés en même temps. Sur la figure 7.5b, on remarque : au CD 6, seules les feuilles sont visibles, la plante est au stade rosette ; au CD 10, la tige s'allonge, les feuilles sont repoussées et la floraison du dernier phytomère est apparente ; au CD 18, les feuilles des ordres 2 des ramifications sont visibles et fonctionnelles à l'aisselle des feuilles de la tige ; au CD 24, ces feuilles sont repoussées hors de la tige par l'expansion des entrenœuds des axes d'ordre 2 qui se mettent en place par basipétalie.et la floraison apicale est apparente, les axes d'ordre 3 se mettent en place par basipétalie sur l'ordre 2. Les feuilles meurent à partir du bas car leur durée de fonctionnement (25 CD) est dépassée ; au CD 35, toutes les feuilles sont mortes, la croissance est arrêtée. Toute la structure topologique créée au CD 10 (figure 7.5a) est visible.

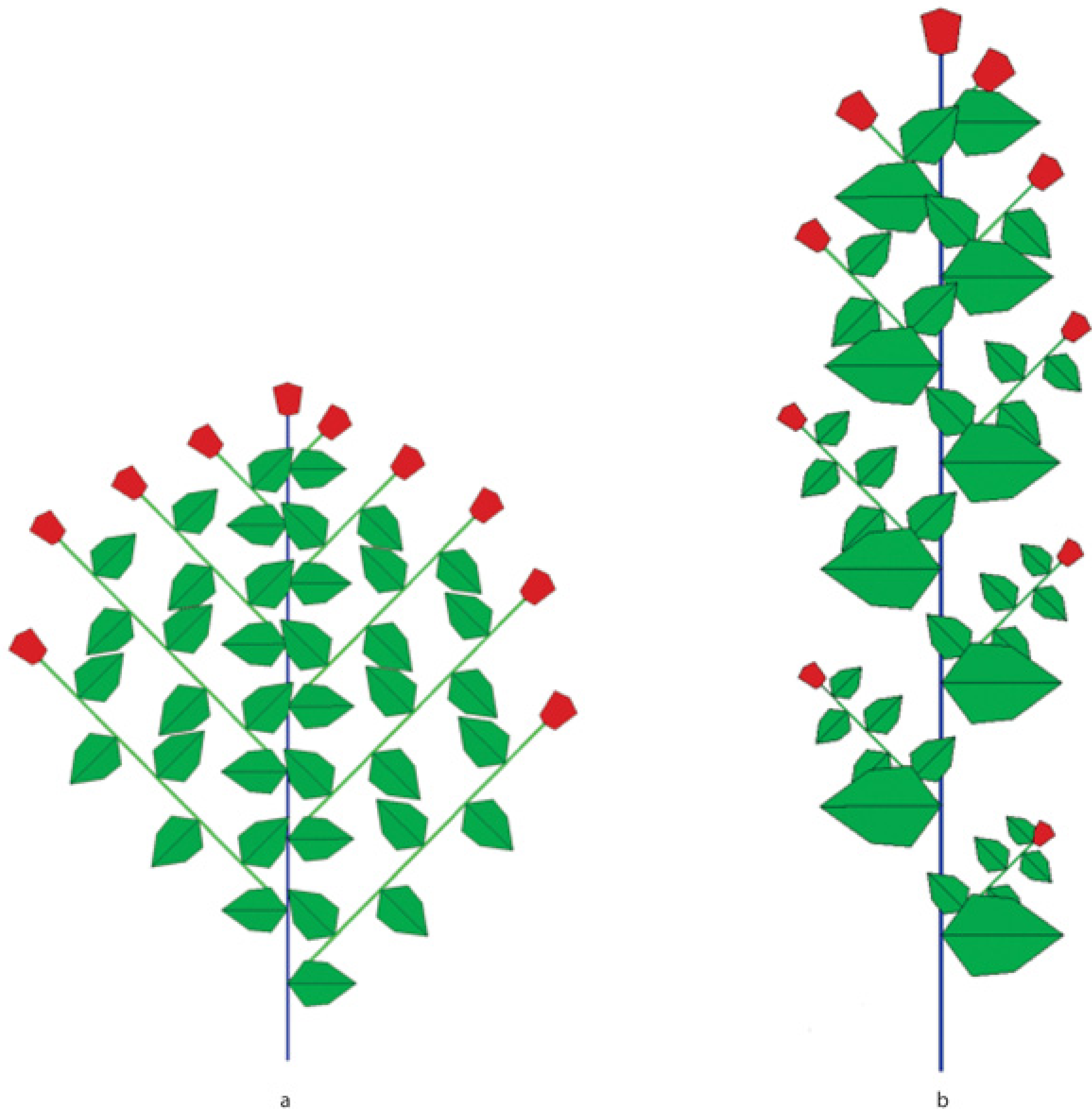



**Figure 7.6.** Deux plantes à la même échelle et identiques pour leurs structures topologiques et leurs paramètres sources-puits.

Les figures 7.6a et 7.6b ne diffèrent que pour les lois de délais d'expansion des organes. La figure 7.6a correspond à une plante dont l'expansion des organes suit immédiatement leur création par les méristèmes (néoformation). La figure 7.6b montre une plante dont le développement potentiel est identique à celui de la figure 7.6a, mais son développement apparent est différent à cause des lois de retard à l'expansion des organes qui dépendent de la position dans la structure végétale. La plante 7.6b a une croissance plus forte que la plante 7.6a.

Dans un schéma de développement de basipétalie, après un stade rosette, la tige s'allonge et repousse les feuilles de bas en haut. Les axes d'ordre 2

apparaissent en ordre inverse de leur création c'est-à-dire à partir de l'apex selon le schéma de la basipétalie. Le même phénomène se reproduit sur les axes d'ordre 3 d'une façon récursive par rapport à l'ordre 2 (figure 7.5b). Bien que les organes de même type aient une même fonction-puits quel que soit leur âge physiologique, à cause des lois de délai à l'expansion liées à la basipétalie, les organes d'une même cohorte ont des dimensions différentes. Ainsi, les feuilles des axes d'ordre 2 peuvent être très petites, bien que ce soient les mêmes feuilles d'un point de vue fonctionnel que celles de la tige principale, c'est la loi de retard, puis le rapport offre sur demande $Q/D$ qui font la différence entre les dimensions des organes d'un ordre de ramification à l'autre et non les forces de puits, comme illustré en figure 7.5b. C'est bien ce qu'on observe chez les herbacées comme les colzas, les chrysanthèmes, etc.

L'ordre d'expansion (feuille-entrenœud-fruit) des organes dans un phytomère chez les herbacées qui favorise l'apparition des organes sources avant celle des organes puits et la basipétalie des ramifications a pour conséquence de favoriser la croissance pure. L'apparition des organes sources-puits (les feuilles) devance celle des organes puits (les entrenœuds et les fruits), ce qui maintient la demande à un niveau bas (figure 7.6). Cette stratégie qui revient à donner une priorité aux puits des organes sources, est bien adaptée aux herbacées dont la durée de vie est courte et qui doivent croitre en hauteur rapidement. Ceci est équivalent aux expériences de tailles en tige monocaule des plantes ramifiées étudiées au chapitre 5.

En conséquence, les séries organiques telles qu'on les observe chez les arbustes, ne sont plus opérantes, car les cohortes d'organes ne sont plus homogènes. En revanche, le long de la tige, les organes des phytomères constituent des séries organiques simples et les compartiments d'organes des ramifications constituent des séries organiques composées qui sont mesurables.

## ⏩ Équations génériques contrôlant les délais à l'expansion des organes

On pose que la tige principale a un développement limité à $T_{1mx}$ CD au déclenchement de la floraison. À ce stade, le méristème terminal se

transforme en fleur. Si le système de développement est à caractère ontogénique, tous les méristèmes apicaux des ramifications se transforment aussi en fleurs simultanément et tous les axes ont atteint leurs dimensions et leurs développements définitifs. Ceux-ci dépendent de la position de la ramification. Ainsi, le nombre de phytomères d'un axe d'ordre 2 apparu au rang $i$ sur la tige est $T_2(i) = T_{1mx} - i$. Celui d'un axe d'ordre 3 apparu au rang $j$ sur un axe d'ordre 2 apparu lui-même au rang $i$ sur la tige vaut : $T_3(i,j) = T_2(i) - j$. Celui d'un axe d'ordre 4 apparu au rang $k$ sur un axe d'ordre 3 apparu lui-même au rang $j$ sur la ramification d'ordre 2 vaut : $T_4(i,j,k) = T_3(i,j) - k$, et ainsi de suite. On se limitera pour la suite à l'ordre 3 de ramification. Cependant, les observations montrent que les axes de l'architecture des herbacées n'ont pas un développement indéfini et sont bornés en âge chronologique. Les limites de développement des axes selon leur ordre de ramifications sont notés $T_{1mx}$, $T_{2mx}$, $T_{3mx}$, $T_{4mx}$, etc.

On suppose que le retard à l'expansion d'un organe porté par un phytomère dépend de sa situation dans la structure, repérée par les postions successives des ramifications et les rangs respectifs des phytomères qui les portent (figure 7.7).

Chez les herbacées, l'ordre de ramification peut être identifié à l'âge physiologique dans les cas simples. On peut repérer une ramification par sa position sur l'axe porteur. Dans le cas de la basipétalie, plus celle-ci est éloignée de l'apex, plus son expansion va être retardée. Le phénomène est récursif et se propage sur les ordres de ramification. On définit les notions suivantes qui sont visualisées dans la figure 7.7.

On appelle le parcours « plus petite distance à la graine » (PDG) d'un phytomère le plus petit trajet de la graine à celui-ci, ce qui correspond à sa date de création. Ce parcours est équivalent à un parcours préfixé dans la théorie des graphes (arborescences mathématiques). On désigne par $i$, $j$, $k$, $x$, les longueurs des chemins en CD appartenant respectivement aux ordres de ramification 1, 2, 3, 4 (figure 7.7).

De même, on définit le parcours « la plus petite distance aux cimes » (PDC) d'un phytomère le plus petit parcours obtenu en partant de la graine mais en passant par tous les apex des axes portant le phytomère (figure 7.7).

Ainsi, le délai d'expansion d'un organe défini par son PDG dépend du PDC. Il passe par l'exploration de la structure potentielle à partir de la base selon un ordre qui oblige à atteindre d'abord les apex des axes de développement avant de rebrousser chemin pour prendre la bifurcation qui mène à l'organe (figure 7.7). On peut associer à cette exploration une vitesse de parcours. Le délai d'expansion dans le modèle GreenLab est calculé à partir d'une fonction dont les paramètres sont : $T_{1mx}$, $T_2(i)$, $T_{2mx}$, $T_3(i,j)$, $T_{3mx}$, $i$, $j$, $k$, $x$. Notons que dans un verticille, les organes ont les mêmes coordonnées préfixées $i$, $j$, $k$, $x$. $T_2(i)$ et $T_3(i,j)$ sont respectivement les longueurs des axes (en nombre de phytomères) d'ordre 2 porté par le phytomère $i$ de la tige et d'ordre 3 porté par le phytomère $j$ de la ramification.

Cette méthode est une alternative à celle qui provient de l'écophysiologie, déjà employée dans les L-systèmes (Prusinkiewicz *et al.*, 1988) et qui consiste à diffuser pas à pas un signal provenant des apex dans l'architecture et qui gagne les ramifications pour déclencher les floraisons. Mais propager par simulation un signal dans une structure topologique est plus coûteux que de calculer les délais d'expansion des organes dans celle-ci par un système d'équations et ne se prête pas aisément aux méthodes d'estimation des paramètres (chapitre 16).

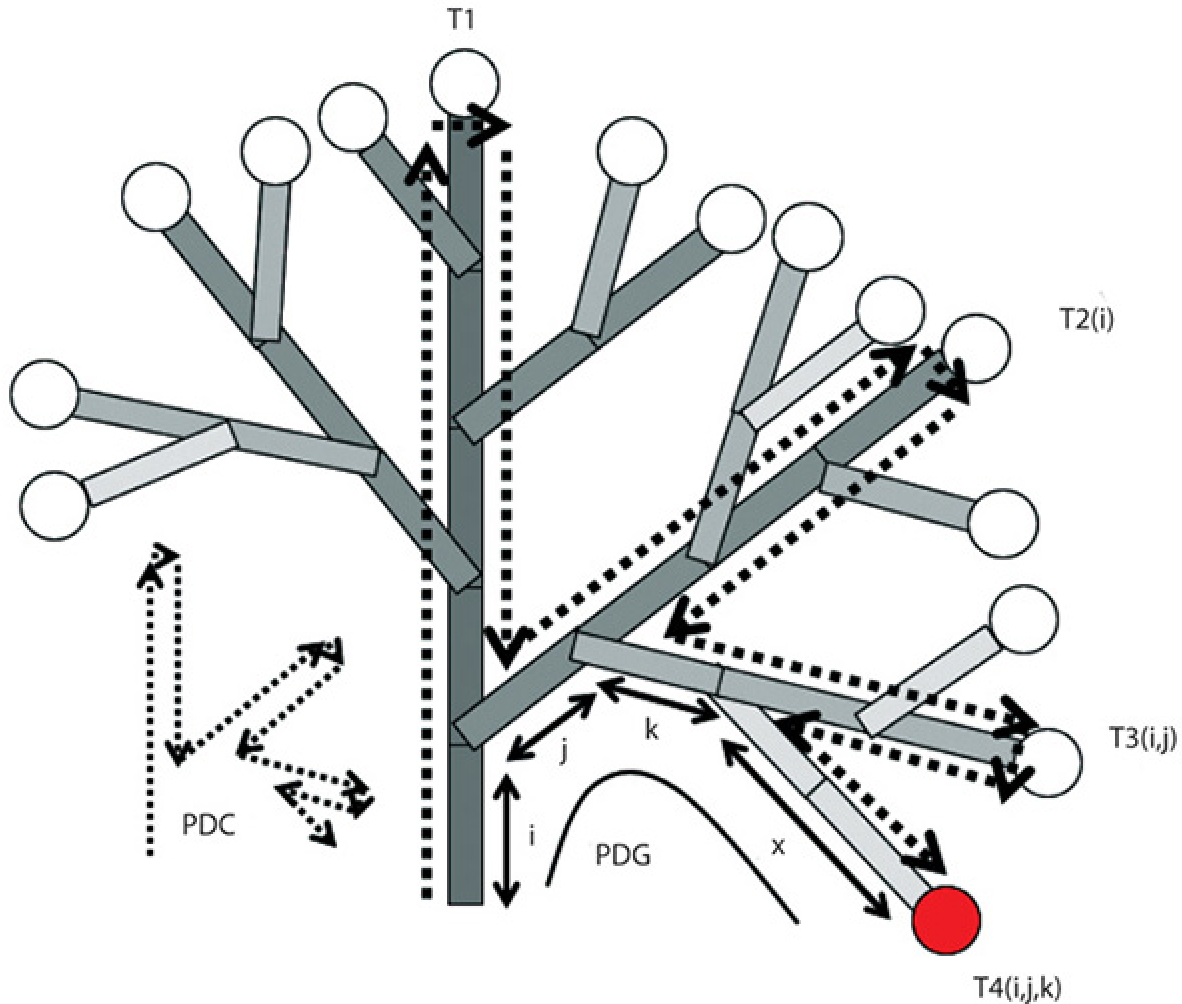



**Figure 7.7.** Représentation de la position d'un organe au sein d'une structure.

Un organe peut être repéré par le chemin préfixé (PDG) qui mène de la base de la plante jusqu'à lui. Sur chaque ordre de ramification, on note les nombres de CD des segments préfixés. Ainsi, l'organe O (rouge) occupe la position $O(i,j,k,x)$ dans une structure à quatre ordres de ramification. La longueur de la tige en CD est $T_1$. Celle d'un axe d'ordre 2 dépend de sa position sur la tige, elle est notée $T_2(i)$. De même, la longueur d'un axe d'ordre 3 est notée $T_3(i,j)$, etc. La création de l'organe O se fait à l'âge $t = i + j + k + x$. Le moment de déclenchement de l'expansion d'un organe selon sa position dans la structure végétale dépend du chemin PDC à effectuer à partir de la base en atteignant systématiquement en priorité les apex des axes avant de rebrousser chemin pour prendre la bifurcation qui mène à l'organe.

Pour calculer le retard à l'expansion d'un organe, en partant de la base de la plante, on explore sa structure topologique de façon à passer en priorité par les apex des axes d'où on rebrousse chemin, avant de bifurquer sur le chemin préfixé qui mène à l'organe considéré. Ainsi, sur la figure 7.7, on

considère l'organe situé aux coordonnées préfixées : *i*, *j*, *k*, *x*, et on y associe le parcours suivant :

$T_1 + T_1 - i + T_2(i) + T_2(i) - j + T_3(i,j) + T_3(i,j) - k + x.$

## Étude d'un cas simple de délai d'expansion des organes

Le plus souvent les axes portés ont un nombre limité de phytomères au-delà d'un certain rang sous l'apex de l'axe porteur et leur niveau d'expansion dépend de la basipétalie.

**Longueur $T_2(i)$ des axes de développement d'ordre 2** branchés au rang *i* à partir de la base, sachant que la longueur est bornée par $T_{2mx}$ :

$$T_2(i) = \begin{cases} T_{1mx} - i & i > T_{2mx} \\ T_{2mx} & i \leq T_{1mx} - T_{2mx} \end{cases}$$

**Longueur $T_3(i,j)$ des axes de développement d'ordre 3** branchés au rang *j* à partir de la base de l'axe 2, lui-même situé au rang *i* à partir de la base de la tige, sachant que la longueur est bornée par $T_{3mx}$ :

$$T_3(i,j) = \begin{cases} T_2(i) - j & j > T_{3mx} \\ T_{3mx} & j \leq T_2(i) - T_{3mx} \end{cases}$$

Le système est récursif et on obtient de même $T_4(i,j,k)$, etc.

En considérant la figure 7.7, on décide à quel moment *Td* se déclenchera l'expansion de l'organe situé sur la position (*i*, *j*, *k*, *x*), selon la formule :

$T_d(i,j,k,x) = T_1 + T_1 - i + T_2(i) + T_2(i) - j + T_3(i, j) + T_3(i, j) - k + x,$

soit : $T_d(i,j,k,x) = (2T_1 - i) + (2T_2(i) - j) + (2T_3(i, j) - k) + x$ , qui est le PDC.

Par ailleurs, l'organe a été créé au temps *Ta*, qui est la longueur en CD du chemin PDG qui mène à l'organe dont la position est : $T_a(i,j,k,x) = i + j + k + x$. Le délai local $Tg(i,j,k)$ à l'expansion de cet organe après sa création est :

PDC – PDG, soit : *Td* – *Ta*.

C'est une fonction linéaire des distances des points de ramification par rapport aux apex des ordres considérés. Le nombre d'indices dépend de l'ordre de ramification :

– à l'ordre 2, on a : $T_g(i) = T_d(i,j) – T_a(i,j) = 2(T_1 – i)$ ;

– à l'ordre 3, on a : $T_g(i,j) = T_d(i,j,k) – T_a(i,j,k) = 2[(T_1 – i) + (T_2(i) – j)]$ ;

– à l'ordre 4 :

– $T_g(i,j,k) = T_d(i,j,k,x) – T_a(i,j,k,x) = 2[(T_1 – i) + (T_2(i) – j) + (T_3(i,j) – k)]$

Tous les organes de même nature sur un même axe ont donc un même retard relatif à l'expansion quelque soit leur rang *x*, qui dépend uniquement de la position de cet axe dans la structure topologique.

## Étude du cas général

Comme les organes peuvent avoir un comportement différents selon leur type, il semble judicieux d'affecter des paramètres *go* associés à l'expansion d'un type d'organe « *o* » dont les coordonnées sont *i, j, k, x* selon l'ordre de ramification, afin de pouvoir modifier le PDC.

On utilise les notations suivantes : *o* = *l* pour les feuilles, *o* = *e* pour les entrenœuds et *o* = *f* pour les fruits. Le délai d'expansion $To_g$ de l'organe *o* après sa création dépend de sa position en coordonnées PDG dans la structure topologique et d'une constante $To_c$ selon l'ordre de ramification, on a :

– ordre 1 : $To_g = To_c$

– ordre 2 : $To_g(i) = go_2(T_1 - i) + To_c$

– ordre 3 : $To_g(i,j) = go_2(T_1 - i) + go_3(T_2(i) - j) + To_c$

–
ordre 4 : $To_g(i,j,k) = go_2(T_1 - i) + go_3(T_2(i) - j) + go_4(T_3(i,j) - k) + To_c$

Les paramètres $go_i$ sont des réels qui généralisent les formules du paragraphe précédent et qui modulent le délai à l'expansion d'un type d'organe noté *o*, en fonction de l'ordre de ramification 2, 3 ou 4. L'ordre de la tige étant noté 1. Les séries organiques axiales dont l'homogénéité selon l'âge physiologique n'est plus assurée, peuvent avoir des profils très

différents, selon qu’il s’agit de feuilles, d’entrenœuds ou de fruits en faisant varier les paramètres $go_i$.

Cette formulation de la loi de retard à l’expansion confère une importante plasticité au développement apparent de l’architecture.de la plante à partir d’un même schéma de développement potentiel.

### Cas où les paramètres $go_i$ des organes sont identiques dans un même phytomère

Dans ce cas, les séries organiques sur un même axe ont des courbes de croissance similaires.

La figure 7.8 montre les avatars de la croissance de la plante selon les valeurs des paramètres *go* (avec $To_c = 0$), tous les autres paramètres botaniques ou fonctionnels étant identiques.

Pour $go = 0$, la plante sans retard à l’élongation est caractérisée par un développement en néoformation. C’est le fonctionnement normal d’une plante arbustive. La plante est chétive, car la demande augmente trop vite par rapport à l’offre de la photosynthèse. Toute la structure topologique est apparente.

Pour $0 < go < 1$, la plante présente un développement basipétale. Les branches apparaissent avec retard sur la tige en commençant par la base. Ce retard permet à la tige de mieux déclencher sa croissance. Toute la structure topologique est apparente.

Pour $go \geq 1$, on est en présence de basipétalie. Les branches apparaissent avec retard sur la tige en commençant par le haut. La basipétalie est d’autant plus marquée que go est grand, le développement apparent est tronqué par rapport au développement complet. La croissance de la tige est favorisée.

La figure suivante illustre ces cas.

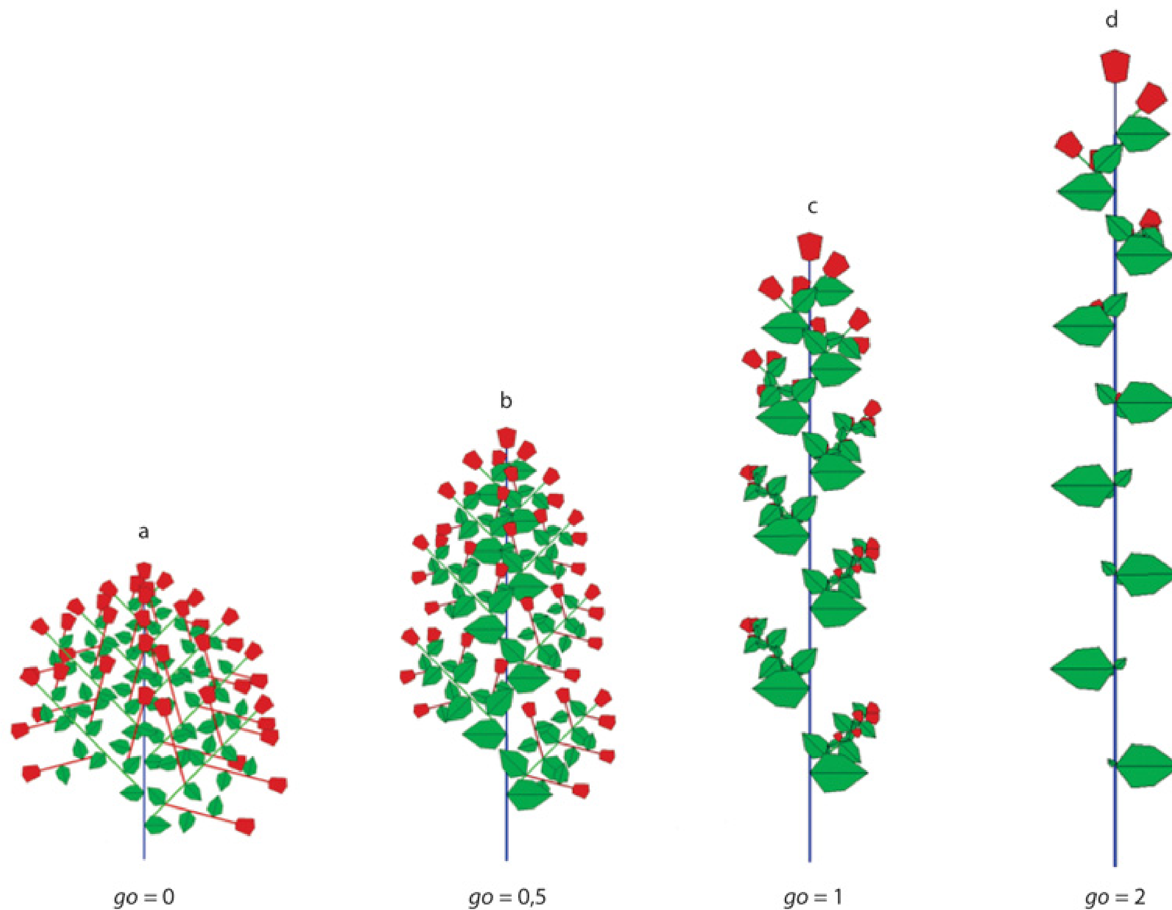



**Figure 7.8.** Croissance sur 20 CD d'une même structure topologique **a** avec 3 ordres de ramification, dépendant d'un même paramètre *go* qui contrôle les délais à l'expansion des organes.

Les plantes a, b, c, d sont au même âge chronologique et à la même échelle. Le temps de fonctionnement des feuilles $t_a$ est de 25 CD et la durée d'expansion des organes est de $t_x$ = 20 CD. Le puits des feuilles et des entrenœuds est constant à la valeur 1 celui des fruits est constant à la valeur 5. **a** : *go* = 0. La plante est chétive. **b** : *go* = 0,5. Basipétalie. **c** : *go* = 1 et **d** : *go* = 2. Basipétalie, d'autant plus marquée que *go* est grand. On remarquera que la loi de retard modifie la taille des organes des ramifications alors qu'ils sont les mêmes que ceux de la tige.

Le cas *go* = 0 est défavorable pour favoriser la croissance de la tige, car la demande de la plante croit trop vite et l'expansion des organes est immédiate après leur création. Plus *go* est grand plus l'expansion des organes des ramifications est retardée et plus la tige s'accroit rapidement. À la limite (*go* infini), on obtient une simple tige fleurie à son extrémité et aucune ramification n'a atteint son délai à l'expansion.

### Cas où les paramètres $go_i$ des organes sont différents dans un même phytomère

Chez les herbacées, comme on l'a vu précédemment, pendant la croissance, les feuilles des ramifications apparaissent souvent les premières, suivies par les entrenœuds et enfin par les fruits. Les paramètres *go* du retard à l'expansion, permettent de contrôler finement le phénomène, selon le type d'organe.

#### Simple retard constant à l'expansion des organes

Si l'expansion des entrenœuds est décalée d'un nombre constant de CD par rapport aux feuilles du phytomère, on observe que ce fonctionnement induit automatiquement la formation de rosette initiale sur les apex. Les feuilles sont ensuite poussées hors de la rosette par l'expansion des entrenœuds (figure 7.9). Souvent, on observe aussi un retard à l'expansion du pétiole (ou de la gaine chez les graminées) par rapport au limbe de la feuille (betterave, maïs, tournesol), ce qui permet de privilégier l'expansion des feuilles et donc de favoriser la production de biomasse au début de la croissance de la plante.

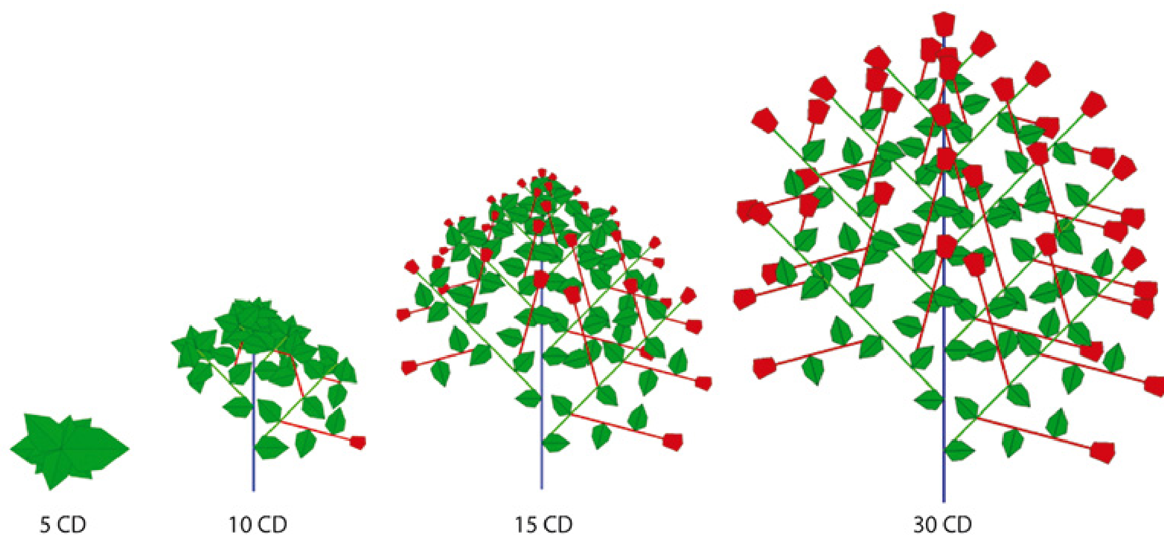



**Figure 7.9.** Les feuilles ont une expansion immédiate et les entrenœuds et les fruits un simple retard à l'expansion (de 5 CD).

Au début, la plante forme une rosette de feuille. Les apex forment aussi des rosettes de feuilles à cause du délai nécessaire à l'expansion des entrenœuds. Les valeurs des paramètres sources-puits sont ceux de la figure 7.8.

### Basipétalie différenciée selon le type d'organes

Dans ce cas, le paramètre *go* qui contrôle l'acropétalie prend des valeurs différentes selon le type d'organe. La figure 7.10 montre une plante avec $gl_i = 1$ pour les feuilles, $ge_i$ = 1,5 pour les entrenœuds et $gf_i$ = 2 pour les fruits. Ce paramétrage décale l'apparition des organes des phytomères dans la structure, selon leurs positions. Les feuilles des axes d'ordre 2 apparaissent d'abord aux aisselles des axes d'ordre 1 (figure 7.10a), avant d'être repoussées loin de la tige par l'expansion des entrenœuds qui les portent (figure 7.10b). Le même processus ensuite se produit d'une façon récursive sur les axes d'ordre 3 par rapport aux axes d'ordre 2. Ce phénomène se manifeste par exemple pendant la croissance du chrysanthème : voir par exemple la figure 7.11 dont la figure 7.10 est une simulation analogue.

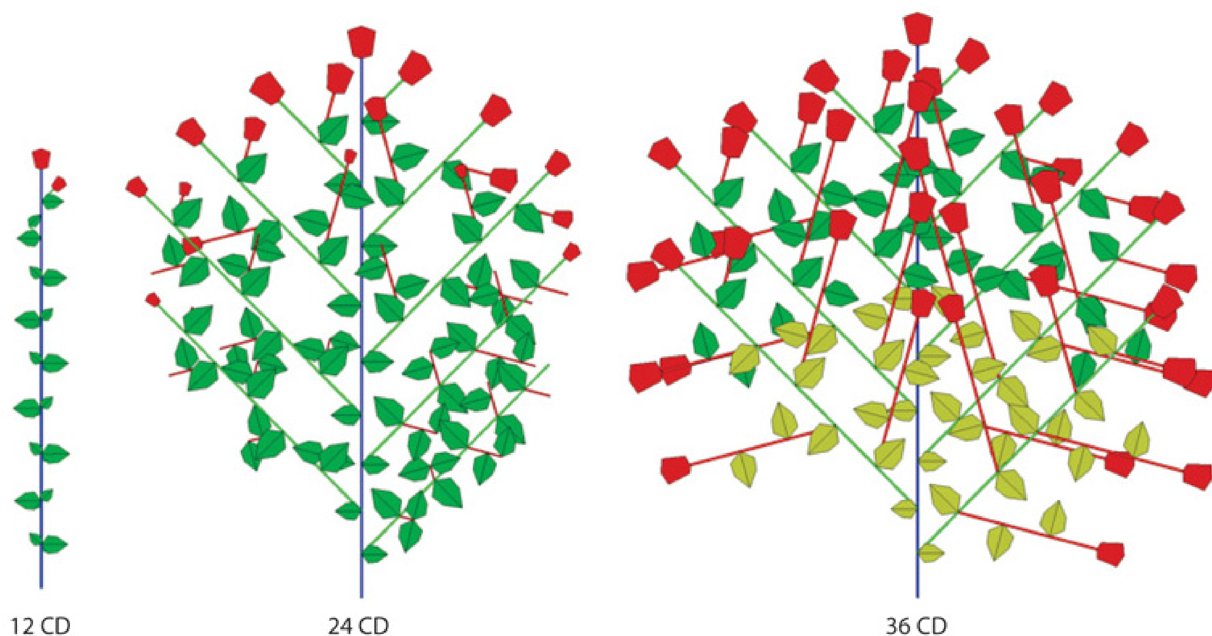



**Figure 7.10.** Exemple de simulation de croissance où les organes d'un phytomère n'ont pas la même loi de retard à l'expansion.

$gl_i$ = 1 pour les feuilles, $ge_i$ = 1,5 pour les entrenœuds et $gf_i$ = 2 pour les fruits pour les ordres 2 et 3. La basipétalie est marquée. Après 10 CD, la tige fleurit et les feuilles des axes 2 apparaissent à l'aisselle des feuilles de la tige. Puis, l'expansion des entrenœuds repoussent les feuilles. En dernier lieu, les fleurs apparaissent en bout d'axe et s'épanouissent. Les valeurs des paramètres sources-puits sont ceux de la figure 7.8. La senescence des feuilles s'installe à partir de la base après 30 CD.

Dans la figure 7.11, on notera aussi que les organes des axes 2 sont plus petits que ceux de l'axe 1. Ceci est automatiquement induit par la basipétalie et le rapport *Q/D* même si les fonctions puits ne changent pas d'un ordre à l'autre, ce que montre aussi les simulations b, c, d, de la figure 7.8. Ainsi, chez les herbacés, la dimension des organes dépend fortement des lois de retard à l'expansion et pas seulement des forces de puits à l'instar des arbustes. La modélisation du chrysanthème est présentée au chapitre 12.

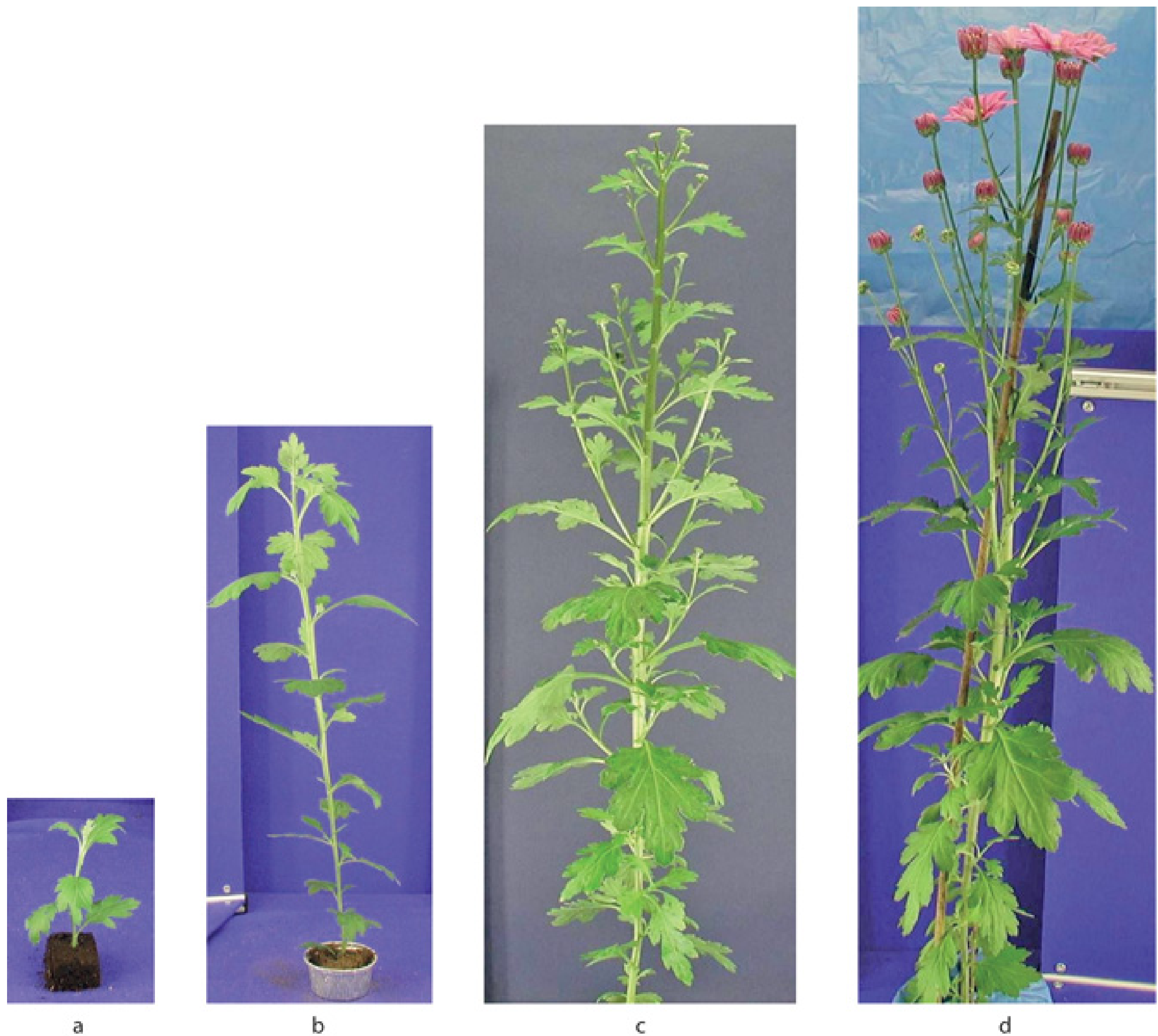



**Figure 7.11.** Quatre stades de développement du chrysanthème (photos © Université de Wageningen).

**a** : fin du stade rosette. Les feuilles de la tige sont en expansion, celle des entrenœuds débute. **b** : stade construction de la tige. Les entrenœuds ont subi l'expansion repoussant

les feuilles qu'ils portent en supprimant la rosette. À l'aisselle des feuilles de la tige apparaissent les feuilles des axes 2 dont les entrenœuds n'ont pas encore commencé leur expansion. **c** : stade basipétalie. L'axe 1 a initié son bourgeon floral et les entrenœuds des axes 2 s'allongent en commençant à partir du sommet de la tige et repoussent les petites feuilles des axes 2 loin de la tige. Les bourgeons floraux apparaissent en position apicale. **d** : stade floral terminal sur lequel la basipétalie se manifeste pleinement. La floraison se propage de haut en bas dans la plante d'une façon récursive selon les ordres de ramification.

## Étude de cas particuliers

Les retards à l'expansion des organes peuvent prendre des expressions variées.

### Expansions simultanées d'organes de même type sous l'effet d'un événement externe

Ce phénomène n'est pas propre aux herbacées. Certains méristèmes axillaires crées à des dates différentes sont dormants et se mettent à fonctionner simultanément sous l'effet d'un événement externe. C'est le cas des arbres tempérés synchrones dont les UC préformées s'allongent au printemps (marronnier). C'est le cas de la floraison des arbustes comme le caféier, qui se produit après une pluie qui suit une saison sèche. Tous les bourgeons floraux initiés à l'aisselle des feuilles les mois précédents et décalés dans leur création entrent en floraison simultanément. Les séries organiques des feuilles et des entrenœuds sont différentes de celles des fruits. Tous les fruits apparus en même temps ont la même biomasse.

Dans ces conditions, le moment d'expansion des organes n'est plus lié à leur situation dans la structure topologique mais à une date fixée $To_d$. Le délai d'expansion d'un organe à la position $i, j, k, x$ est donc :

$To_g(i,j,k,x) = To_d - To_a(i,j,k,x)$ avec $To_d > To_a(i,j,k,x)$

La figure 7.12 montre une floraison qui se produit à deux dates différentes (6 CD et 12 CD) pendant la croissance sur une structure ramifiée dont l'exemple emblématique est le caféier. Seules les branches portent des fruits. Les séries organiques des fruits correspondant à une même période de floraison sont homogènes, alors que celles des feuilles et des entrenœuds sont hétérogènes.

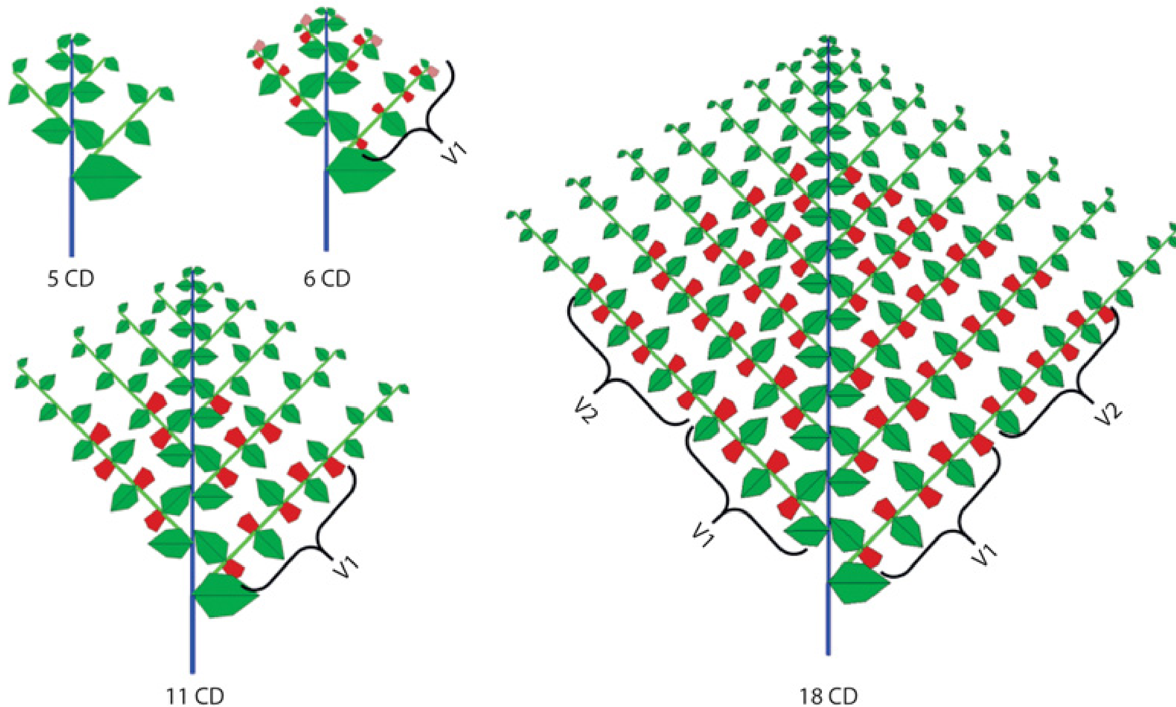



**Figure 7.12.** Deux vagues de fructifications synchrones dans une structure ramifiée à développement continu.

Seules les branches sont florifères. Une première floraison est programmée au CD 6, une deuxième au CD 12. Tous les phytomères qui disposent de boutons floraux à ces dates fleurissent. Au-delà du CD 12, les bourgeons floraux sont en attente du déclenchement d'une nouvelle floraison.

## Herbacées avec des inflorescences terminales

Si la floraison apicale ne donne pas une fleur simple, mais une inflorescence, celle-ci peut se développer sur un temps indéterminé, alimentée par la structure végétative sous-jacente. Les axes secondaires ont une expansion retardée selon le schéma de la basipétalie, ils se prolongent par des racèmes d'autant plus diminués que leur développement est retardé. L'arrêt correspond à la fin de la photosynthèse par la sénescence des feuilles. Ce type de fonctionnement est typique des racèmes qui prolongent les axes végétatifs (colza, arabette) (figure 7.13).

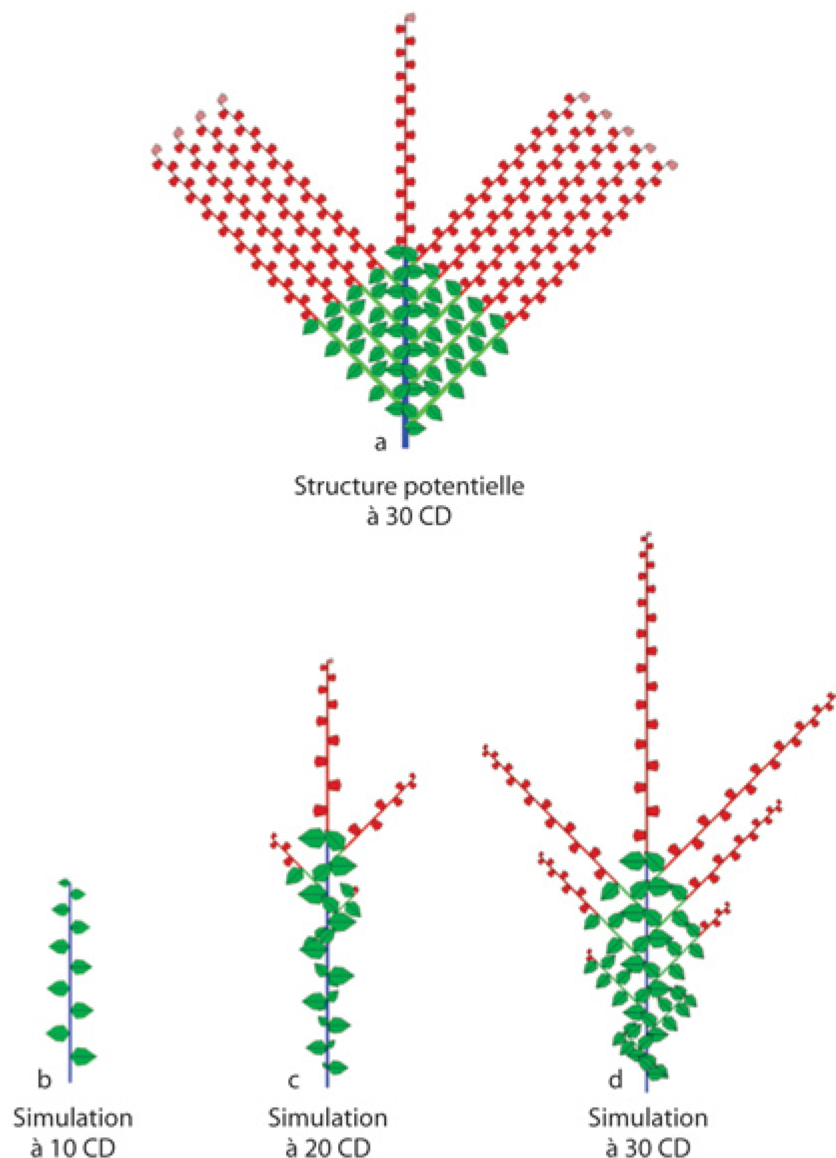



**Figure 7.13.** Croissance d'une herbacée avec une basipétalie et mettant en place des racèmes qui prolongent les axes végétatifs.

Après un stade rosette la tige s'allonge et met en place une inflorescence terminale au phytomère 10 qui est un racème avec un développement indéterminé. Le développement potentiel est affiché en figure **a**, le développement apparent du au retard à l'expansion occasionné par la basipétalie est montré au stade 10, 20, 30 CD dans les figures respectives **b**, **c**, **d**.

## Cas des graminées

Les graminées sont, en général, caractérisées par des talles qui sont des réitérations de la tige principale à la base de la plante (blé, riz). Les talles

sont en général synchrones avec la tige principale et fleurissent simultanément. La durée d'expansion des organes végétatifs (feuilles, gaines, entrenœuds) est courte (≈ 2 CD), et le volume des organes le long de la tige reproduit approximativement la valeur de l'offre sur la demande à leur création. Après un stade initial en rosette, les phytomères s'allongent, les épis de la tige et des talles se mettent en place (figure 7.14) ce qui arrête le développement végétatif. À partir de ce stade, toute la biomasse est allouée aux épis. La mortalité des feuilles, en commençant par celles de la rosette, se propage progressivement de la base de la plante jusqu'aux apex, ce qui termine la croissance de la plante. L'exemple de la modélisation du riz est présenté au chapitre 12.

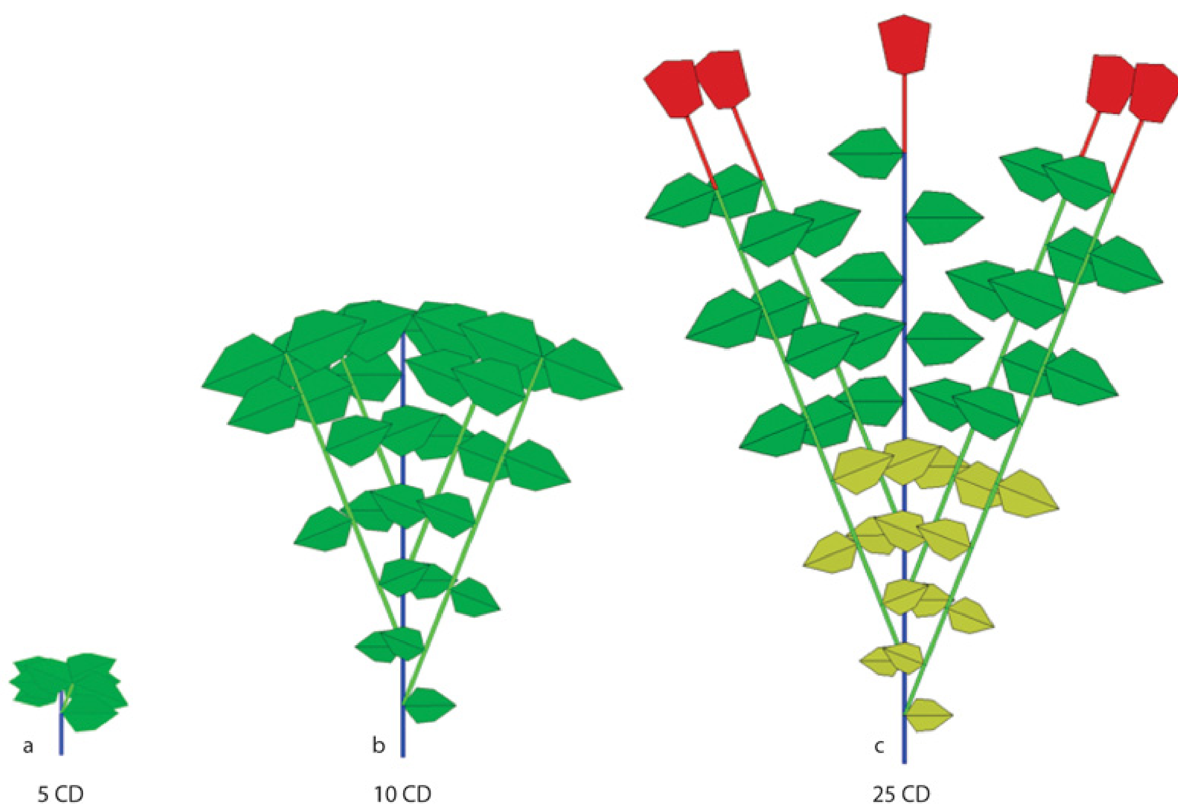


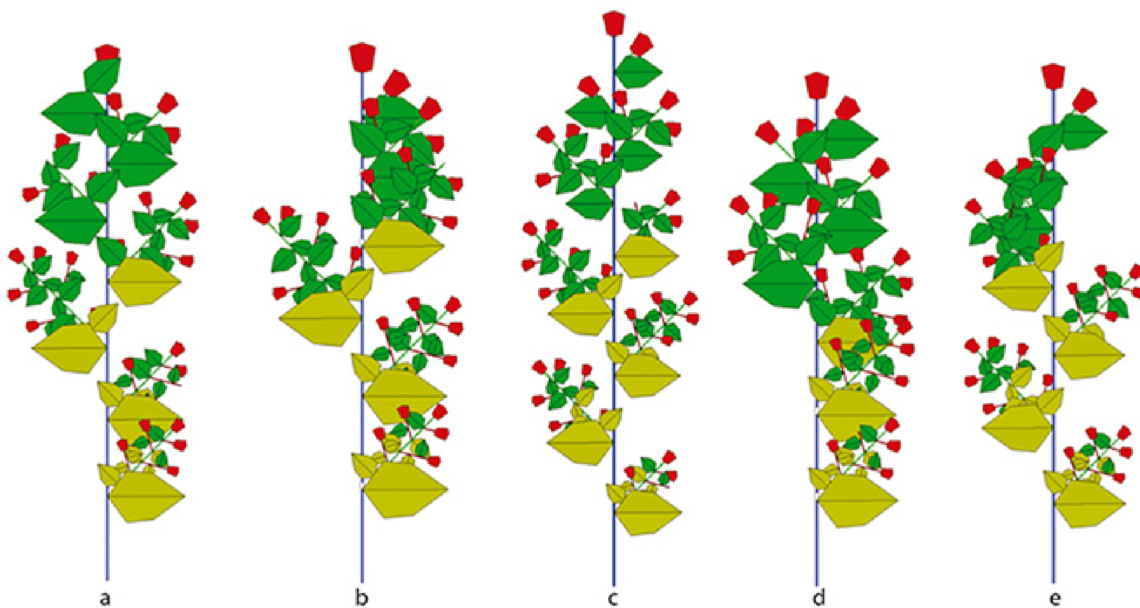

**Figure 7.14.** Développement et croissance d'une graminée.

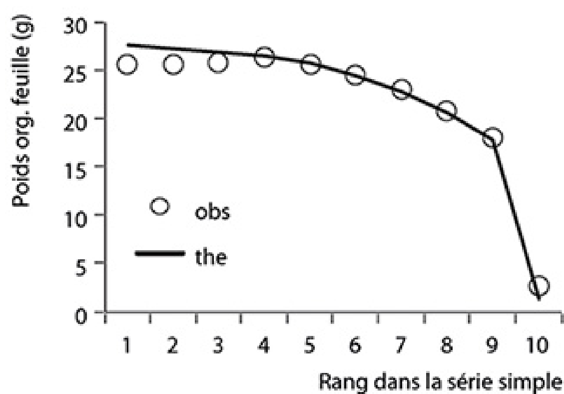
Après un stade rosette les tiges s'allongent et les floraisons apicales synchrones forment des épis qui terminent le développement de la structure végétative constituée d'une tige avec ses talles qui sont des réitérations basales. À partir de ce stade toute la biomasse est absorbée par les épis. Les feuilles qui ont atteint leur durée de vie meurent en commençant par la base. La croissance s'arrête quand toutes les feuilles sont mortes.

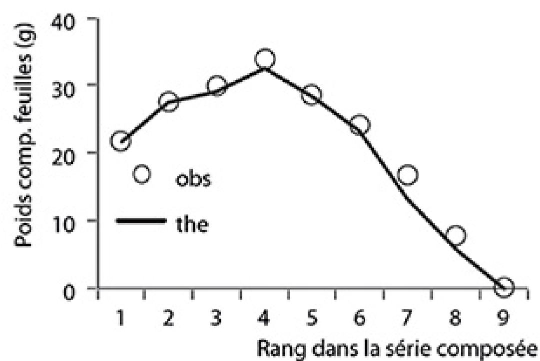
## ⏩ Séries organiques simples et composées chez les herbacées

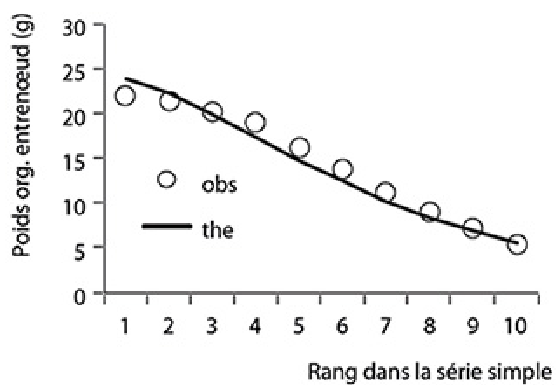
La manifestation de la basipétalie perturbe les séries organiques à deux niveaux. D’une part, les organes d’une même cohorte ne sont plus homogènes et d’autre part, les ramifications en phase d’expansion ont des organes embryonnaires. Les seuls organes réellement mesurables sont ceux de la tige principale car ils sont suffisamment volumineux et peuvent fournir des séries organiques simples. Les ramifications dont l’expansion est souvent incomplète ont des organes trop petits pour être détaillés individuellement, bien qu’on puisse les dénombrer et faire fonctionner l’analyse des cimes (chapitre 12). En revanche, il est relativement facile de disséquer une ramification en expansion et de regrouper, dans un même compartiment, tous les organes d’un même type. Ce groupe d’organes peut alors être pesé sans trop de difficulté. On peut donc, sur la tige, décomposer une herbacée en séries organiques simples (organes de la tige) et en séries organiques composées (compartiments d’organes des ramifications). Ces séries de compartiments sont identifiées par le rang de la ramification insérée à l’aisselle d’une feuille sur la tige à partir de la base ou du sommet selon la stratégie de mesure choisie. La plus part du temps les structures végétales herbacées ont une architecture plus ou moins irrégulière due au fonctionnement stochastique des méristèmes édificateurs.

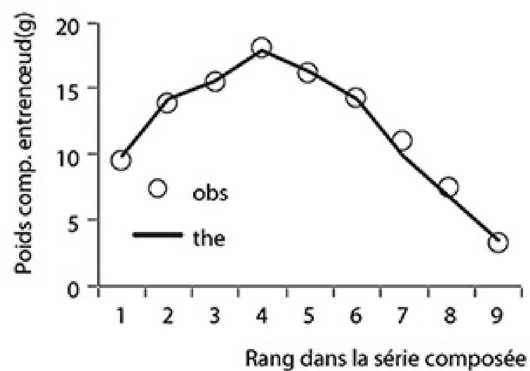
Le fonctionnement des méristèmes est caractérisé par un processus de Bernoulli. Ainsi, les plantes simulées reproduisent la variabilité observée sur le terrain. On affiche 5 simulations de la même plante (le paramètre de Bernoulli vaut $b$ = 0,9) et les séries organiques moyennes, simples et composées par type d’organe, issues des simulations, que l’on compare avec les séries théoriques respectives issues de la structure potentielle (figure 7.15).

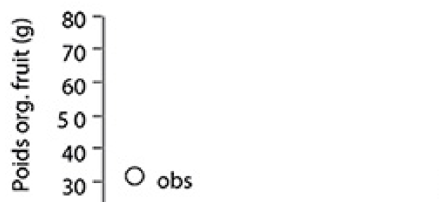

a
b
c
d
e

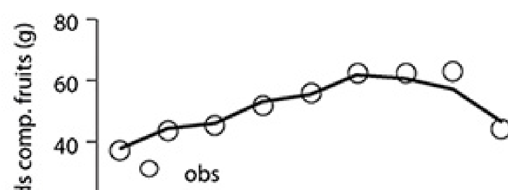

Poids org. feuille (g)
obs
the
Rang dans la série simple


Poids comp. feuilles (g)
obs
the
Rang dans la série composée


Poids org. entrenœud (g)
obs
the
Rang dans la série simple


Poids comp. entrenœud(g)
obs
the
Rang dans la série composée


Poids org. fruit (g)
obs


obs

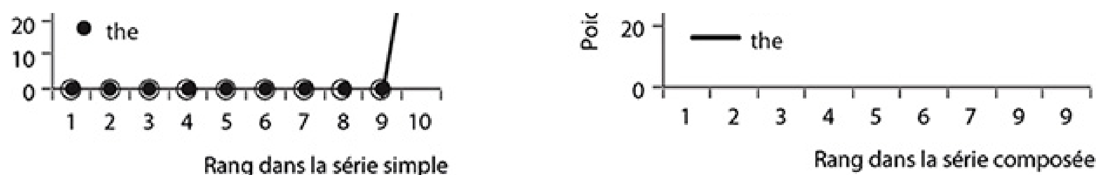



**Figure 7.15.** Simulations stochastiques à 30 CD de la plante de la figure 7.6b.

On donne aux méristèmes un paramètre de Bernoulli *b* = 0,9 pour les 3 âges physiologiques. Toutes les plantes sont différentes, 5 simulations au hasard des 30 plantes simulées sont affichées. On compare les moyennes de séries organiques simples et composées (points) simulées pour les trois types d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits) avec les valeurs correspondantes (ligne pointillée) issues du calcul de la structure potentielle. On observe une bonne adéquation entre les données issues de la simulation et les valeurs calculées. L'étude stochastique des relations sources-puits dans le cas de la basipétalie est donc envisageable avec le modèle GreenLab.

Les probabilités attachées au fonctionnement des méristèmes peuvent être calculées par la méthode des cimes (chapitre 11) comme pour le colza. On définit alors une structure potentielle comme aux chapitres 3 et 6.

Pour l'identification des paramètres, l'assimilation des données des organes de la tige fait qu'ils sont pesés et organisés en séries organiques simples. Ceux des ramifications en expansion sont rassemblés en séries organiques composées selon les compartiments des différents types d'organes. On peut faire les moyennes de ces séries selon leurs rangs sur la tige et les comparer avec les valeurs théoriques correspondantes obtenues à partir de la structure potentielle. Les bons résultats observés (figure 7.15) sur la plante computationnelle dans la comparaison de séries organiques simple et composées, simulées et calculées, font que la méthode s'avère un outil potentiellement efficace pour la calibration des relations sources-puits dans le cas de la basipélie. Les plantes herbacées de ce type qui ont été modélisées par le modèle GreenLab (figure 7.16) sont l'arabette (Christophe *et al*., 2008), le colza (Jullien *et al*., 2011), le chrysanthème (Kang *et al*., 2012) et le *Psilanthes* (Vavitsava, 2014 ; chapitre 12).




**Figure 7.16.** Simulation de la croissance et de l'architecture avec une basipétalie chez trois plantes modélisées avec le modèle GreenLab.

**a** : chrysanthème (logiciel QingYuan ). **b** : arabette (logiciel Digiplante). **c** : *Psilanthes* (logiciel QingYuan ).

## ⏩ À retenir

Les structures des plantes herbacées sont assez régulières, mais une bonne partie du développement peut rester caché car l'expansion des ramifications est retardée plus ou moins fortement selon leurs positions dans l'architecture. Dans ce cas, la partie visible est le développement apparent, et pour avoir le développement complet il faut rajouter les parties préformées des ramifications en attente d'expansion dans les méristèmes axillaires et qui sont observables après dissection sous une loupe binoculaire.

Les lois de retard sont contrôlées par un petit nombre de paramètres associés à chaque type d'organe à l'expansion et à leur ordre de ramification. Elles permettent de rendre compte de toute la plasticité observée dans le développement apparent des herbacées à rosette. Leurs paramètres dépendent des coordonnées des organes dans la structure et peuvent être calibrés empiriquement ou par des méthodes heuristiques. Selon les valeurs prises par les paramètres, une grande plasticité du développement apparent est possible, allant de la basipétalie à l'acropétalie.

Les stress dus à la compétition pour l'espace (densité), ou pour les ressources (eau), modifient fortement l'acropétalie, comme on le montre pour le colza (figure 7.2), ou pour l'effet de la sécheresse sur le *Psilanthes* (chapitre 12). Dans les cas sévères, toute la ramification est inhibée et la plante ne met en place qu'une seule tige à floraison terminale, alors qu'en conditions favorables le développement apparent de la plante correspond à l'expression de la structure potentielle car toutes les parties préformées sont entrées en croissance. L'assimilation des données sur les herbacées se fait grâce à la décomposition de la plante en séries organiques simples et composées, y compris dans le cas stochastique, ce qui est la clé de l'analyse des relations sources-puits développée aux chapitres 11 et 12. Elles contiennent en effet tout l'historique de l'acquisition de la biomasse par la plante et de sa répartition dans la structure.

# Chapitre 8

# La croissance secondaire

Véronique Letort, Francois Houllier, Philippe de Reffye,
Frédéric Blaise

Thierry Fourcaud, MengZhen Kang, Jin Hua, Paul-Henry Cournède ont également contribué à ce chapitre.

La croissance secondaire concerne essentiellement les plantes ligneuses et caractérise l'accroissement en diamètre des axes végétatifs. Contrairement aux herbacées, chez lesquelles l'expansion radiale et longitudinale des entrenœuds est simultanée et généralement brève vis-à-vis de la durée du développement de la plante, chez les arbres, la croissance en diamètre des axes dure jusqu'à leur mort. Une section radiale à la base d'un tronc montre souvent un empilement de cernes concentriques, caractérisant son accroissement annuel en diamètre. La croissance secondaire enrobe rapidement les entrenœuds initiés par la croissance primaire résultant de l'allongement des axes. Ils restent visibles sous la forme de moelle dans une coupe transversale de la tige (figure 8.1). Ainsi le nombre de cernes d'une section à la base d'un tronc est en relation directe avec l'âge de l'arbre. Chez les arbres monocycliques, après l'expansion au printemps des pousses annuelles, le développement est arrêté, tous les phytomères issus de la préformation étant en place et ayant atteint leurs longueurs définitives, mais la photosynthèse continue et donc également la croissance de la plante. La biomasse produite va essentiellement assurer de façon continue la formation des cernes, la croissance des fruits, l'établissement du système racinaire et le stockage de réserves, jusqu'en automne.




**Figure 8.1.** Croissance secondaire des axes ligneux.

**a** : section transversale d'un tronc. On distingue successivement, en partant de la périphérie : l'écorce, les cernes clairs de l'aubier, les cernes foncés qui constituent le duramen, et la moelle au centre, reste de l'entrenœud initial. La différence de couleurs peut ne pas être révélatrice de la capacité conductrice des vaisseaux associés, le changement de couleur résultant des changements de composition chimique des cellules. **b** : sculpture de l'artiste Giuseppe Penone qui dégage de façon longitudinale la moelle des cernes d'un tronc. Ceux-ci enrobent non seulement la moelle, mais aussi les branches à leur naissance qui sont rattachées dessus. Les verticilles sont clairement visibles.

Le but de ce chapitre est d'introduire la croissance secondaire dans le modèle GreenLab au niveau du phytomère. Il s'agit d'adapter les connaissances des forestiers qui lient la croissance en diamètre aux dimensions du houppier sans prendre en considération l'architecture et la matière végétale. Le modèle précurseur AmapHydro (De Reffye *et al.*, 1997) a été le premier à simuler la formation des cernes dans les axes végétatifs en fonction de la propagation de la biomasse fabriquée par les feuilles dans l'architecture. La méthode a été reprise dans le modèle GreenLab et optimisée par des algorithmes qui calculent directement une allocation de biomasse au lieu de simuler une propagation. Ces algorithmes ont été implémentés dans les logiciels (GreenScilab, Kang *et al.*, 2009), (Digiplante, Cournède, 2008, 2013), (QingYuan, Hua, 2011) et (Gloups, De

Reffye, 2013) (chapitre 15) qui génèrent les cernes dans toute l'architecture de l'arbre.

## ⏩ De la dendrométrie

La dendrométrie est la science forestière qui traite de la mesure des caractéristiques physiques quantifiables des arbres (et/ou des peuplements) pour aboutir à des modèles de production ligneuse. Elle concerne :

– la forme et le volume du tronc (diamètre à la base et hauteur du tronc) ;

– l'étude des relations entre le houppier et la tige ;

– l'étude des empilements de cernes pour dater les arbres et remonter aussi loin que possible dans le temps aux données climatiques qui ont déterminé la croissance ;

– la surface terrière qui donne la surface totale des sections des troncs à la base d'un peuplement forestier par hectare. De manière surprenante, celle-ci n'excède pas quelques dizaines de mètres carrés par hectare.

Cette science qui remonte au XIXe siècle s'est d'abord principalement attachée à décrire des peuplements mono-spécifiques soumis à des traitements forestiers standards et à établir des tables de production autour de certaines stations sylvicoles de référence.

Au milieu du XXe siècle, les dendrométriciens se sont efforcés de concevoir des modèles de production individuels capables de rendre compte de la réaction des peuplements homogènes à des traitements variés (date, intensité et nature des éclaircies). Ils ont alors développé des modèles à base d'équations différentielles (ou aux différences finies) pour simuler la production en prenant comme variable d'entrée des indicateurs de densité de peuplement, et pour décrire la croissance individuelle en fonction du statut social de l'individu et de la compétition à laquelle il est soumis. Les premiers modèles de production de peuplements hétérogènes, plurispécifiques et inéquiens, prenant ou non en compte les distances entre les arbres, sont ainsi apparus en Amérique du Nord. Par la suite, les modèles ont intégré une description plus fine de l'arbre, en incorporant notamment une description du houppier (généralement de la forme

géométrique de son enveloppe) et son influence sur la distribution des cernes de croissance dans la tige, ceux-ci étant des facteurs déterminants de la qualité du bois. Tout en gardant un même niveau de description simplifiée du houppier, certains modèles ont intégré des processus physiologiques (interception de la lumière, production et allocation de la biomasse). Dans ces modèles, la production ligneuse individuelle est intimement liée à la concurrence spatiale induite par les arbres voisins dans un peuplement forestier. On donne ici, parmi les caractéristiques de ces modèles, celles qui seront reprises dans le modèle AmapHydro, en les adaptant plus finement à l'architecture des arbres et au modèle GreenLab.

## Caractérisation du houppier

La description d'un houppier s'appuie sur les caractéristiques suivantes :

– sa longueur en partant du sommet de l'arbre jusqu'à la dernière branche vivante ;

– sa surface de projection au sol, délimitée par un polygone centré sur la base du tronc avec un nombre de rayons plus ou moins grand.

– la surface de l'enveloppe foliaire, ou le volume de la dernière couche de feuilles produites dans l'année, modélisée par des équations paramétriques qui caractérisent la forme du houppier.

## Relation tige-houppier

À partir d'observations empiriques sur les distributions verticales de feuilles et de bois au sein de peuplements de différents types, Shinozaki et ses collaborateurs (Shinozaki *et al*., 1964) ont énoncé un principe intitulé *pipe model* selon lequel à chaque quantité unitaire de feuilles est associée un conduit de section constante courant jusqu'à la base du tronc et ayant à la fois un rôle conducteur et de support mécanique. L'assemblage de ces tubes produit automatiquement le cerne externe dans les axes de la structure sur chaque saison de croissance (figure 8.2).

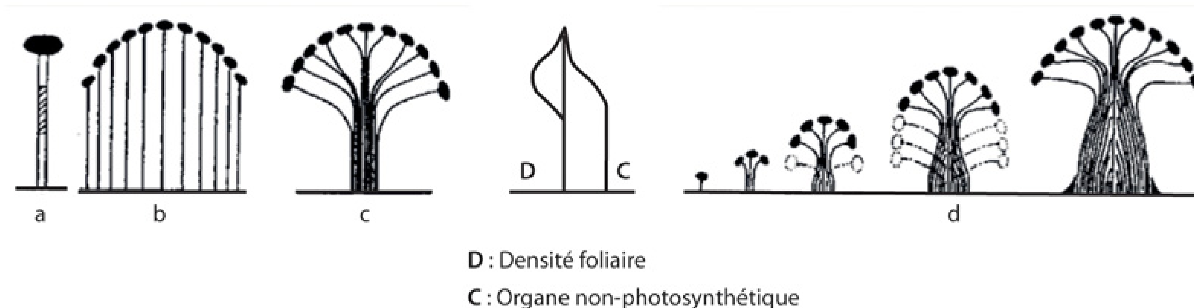



**Figure 8.2.** Le *pipe model* (Shinozaki *et al.*, 1964).

**a** : à chaque quantité unitaire de feuilles est associé un conduit de section constante courant jusqu'à la base du tronc ayant un rôle conducteur et de support mécanique. **b** : représentation des tubes ligneux. **c** : distributions verticales des densités foliaires (à gauche) et d'organes non-photosynthétiques (à droite). **d** : assemblage des tubes pour visualiser la forme du tronc. **e** : croissance du tronc avec élimination des tubes dont les feuilles aux extrémités sont mortes.

De façon analogue, la loi de Pressler (Pressler, 1865) rapporte que la surface du dernier cerne formé à un niveau donné de la tige est proportionnelle à la masse foliaire située au-dessus de ce niveau. La surface du cerne est alors croissante du sommet vers la base du houppier, au-delà de laquelle elle devient constante (figure 8.3).

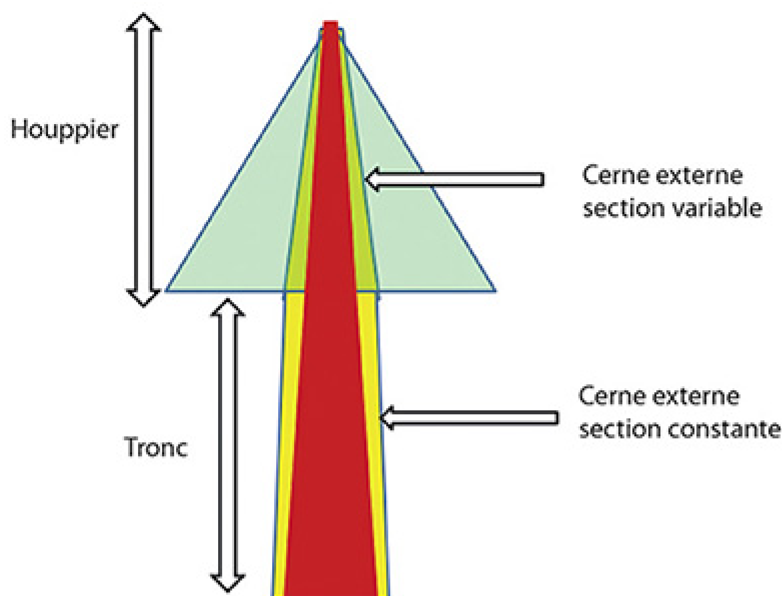



**Figure 8.3.** Variation de la surface du cerne externe le long d'un axe selon la loi de Pressler.

En dendrométrie, on constate que la section du cerne externe augmente linéairement dans le houppier, de haut en bas, et devient constante en dessous.

## Compétition entre les arbres

La compétition entre arbres affecte les caractéristiques dendrométriques du système houppier-tige.

La croissance en hauteur des arbres est peu affectée par la concurrence tant qu'ils ont accès à la lumière. Ceci constitue un corollaire de la loi d'Eichorn (Eichorn, 1904) qui constate que la hauteur des arbres dominants est peu affectée par la densité.

L'extension radiale du houppier du sommet vers la base de l'arbre est peu affectée par la compétition tant que ses branches ne touchent pas celles des arbres voisins. Au-dessous du point où le contact avec les houppiers des arbres voisins a lieu, la compétition est supposée entraîner la mort des branches qui s'élaguent ensuite. La densité de plantation limite donc le volume du houppier par une troncature, ce qui a une influence sur le volume des cernes. Le houppier est considéré comme invariant quand le contact avec les arbres voisins est établi.

## Exemple de modèle de production sylvicole : le modèle CEP

Les principes précédents sont suffisants pour construire des modèles dendrométriques simples de production qui peuvent intégrer divers itinéraires culturaux. Ils ne peuvent concerner en première approche que les arbres dont on peut modéliser les houppiers par des formes simples polyédriques, coniques, en ogives, etc., autrement dit des architectures avec des ports simples.

Ces modèles estiment la croissance en diamètre des troncs en modélisant l'empilement des cernes annuels. La notion de houppier dont l'enveloppe convexe caractérise la couronne de l'arbre permet une estimation de la masse foliaire qui fabrique par photosynthèse la biomasse des cernes. Sur ces principes, Mitchell (1975) simule la production en bois du douglas. Il vérifie expérimentalement que la surface du cerne externe annuel croît linéairement à partir du sommet de l'arbre jusqu'à la base du houppier puis

reste constante en dessous jusqu'au sol (figure 8.3), ce qui est en adéquation avec la loi de Pressler. Les contacts entre les arbres voisins limitent le développement des houppiers, donc la surface des cernes, et *in fine* la forme du tronc. Un programme informatique permet ensuite d'estimer la production du bois à venir. Adapté à l'épicéa par Leban et Houllier (Leban *et al*., 1991 ; Houllier *et al*., 1995), le modèle CEP permet de caractériser la forme et le volume des troncs en fonction de différents scenarios sylvicoles (figure 8.4).

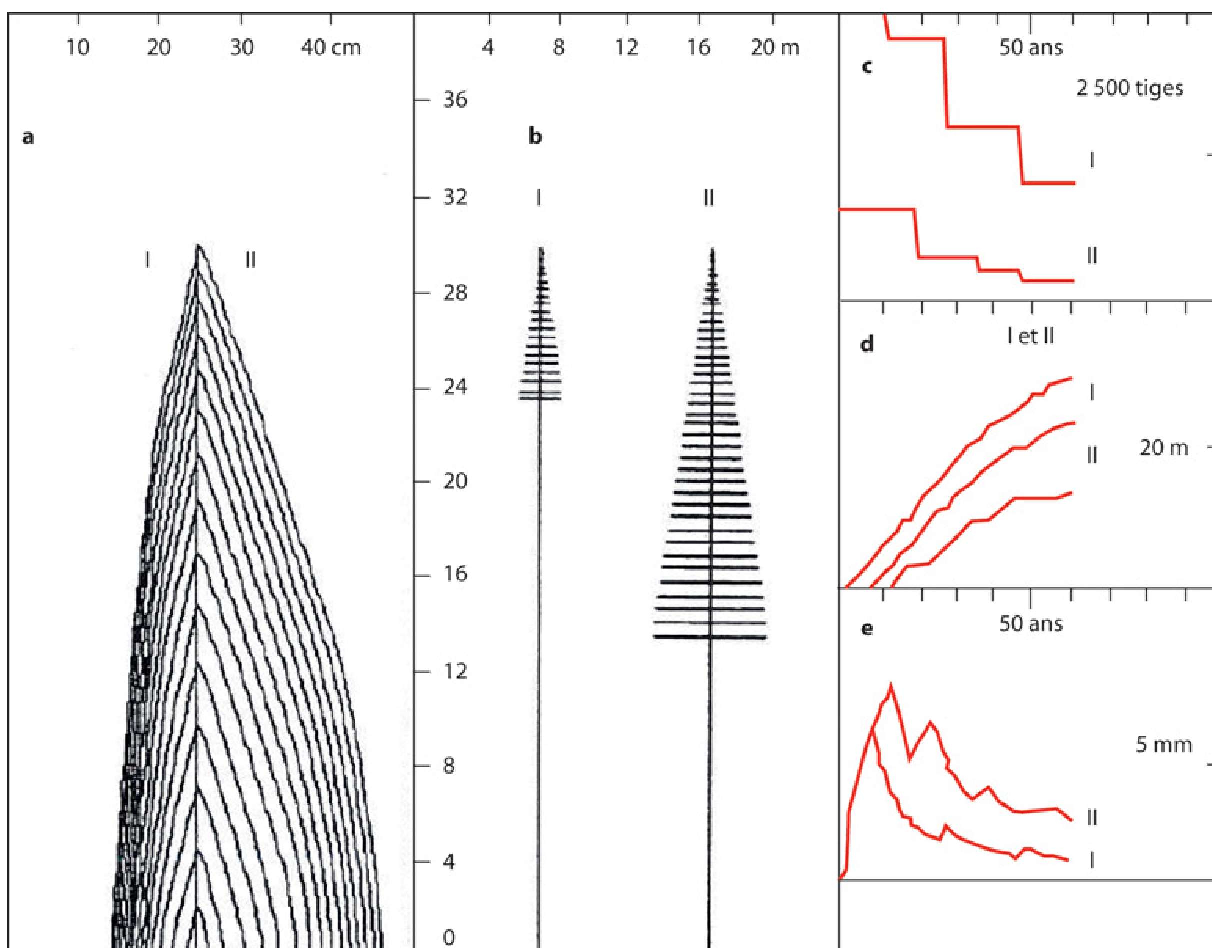



**Figure 8.4.** Modèle CEP développé par Leban et Houllier en 1991.

On représente les deux arbres moyens issus de deux scénarios sylvicoles différents. Dans le scénario I, la densité est élevée ce qui donne des houppiers réduits et des troncs étroits, dans le scénario II, la densité est faible ce qui donne des houppiers développés et des troncs de fort diamètre. **a** : demi-coupe longitudinale de deux arbres moyens. **b** : représentation de la forme des houppiers en fin de simulation. **c** : scénarios de sylviculture suivis par le nombre de tiges par hectare. **d** : croissance en hauteur et remontée de la base du houppier (seule cette dernière change selon le scénario). **e** : évolution de la largeur du cerne dans les sections de la tige à la base de l'arbre.

## ⏩ Intégration des modèles de la dendrométrie aux modèles structure-fonction

De nombreux modèles d'arbres géométriques en 3D ont pour objectif un rendu visuel aussi fidèle que possible de la forme et de la structure, pour les besoins de l'image de synthèse. L'accroissement en diamètre des axes du sommet vers la base étant une composante importante pour le réalisme de la représentation, ces modèles incluent la croissance secondaire, sous la forme d'un réglage empirique de l'évolution du diamètre des axes. Ainsi, par des moyens relativement simples du point de vue botanique mais s'appuyant sur des fonctions paramétriques classiques en images de synthèse, des programmes informatiques tels que ceux de (Onyx-Tree, 2005), (Xfrog, 2005) ou les travaux de (Palubicki *et al*., 2009) produisent des images d'arbres virtuels au visuel convaincant.

Dans le contexte des modèles structure-fonction qui est celui des plantes computationnelles, le rendu visuel n'est pas un objectif prioritaire mais seulement utilitaire (pour des besoins de communication des résultats de simulation). En revanche, ces modèles visent à répondre aux besoins de la sylviculture en intégrant les données de la dendrométrie.

Il s'agit ici à la fois de tenir compte de l'architecture de l'arbre et des lois empiriques mises en évidence en dendrométrie (qui ignore la notion d'unité de croissance !) pour modéliser de façon fine la croissance secondaire. La question se pose du niveau de détail nécessaire pour les applications forestières. En effet, même si le tronc seul est encore souvent le produit d'intérêt principal, sa qualité dépend bien évidemment de l'évolution du houppier pendant la croissance. Les progrès réalisés en puissance de calcul et l'apparition de descripteurs botaniques comme la notion d'âge physiologique permettent d'une part, une stratégie de mesures par échantillonnage économique et optimale et d'autre part, la mise en œuvre des méthodes de factorisation, notamment dans le modèle GreenLab. Sous leur forme logicielle, ces méthodes permettent de calculer le fonctionnement de structures complexes et volumineuses, ce qui était impossible à envisager il n'y a pas si longtemps. Il est donc possible de calculer en tout point de l'arbre l'épaisseur des cernes formés dès lors que

l’on dispose d’un modèle qui tienne compte des connaissances acquises en croissance et en architecture végétale pour simuler les dynamiques de production et d’allocation de la biomasse. Ainsi, si l’architecture de l’arbre est simulée mathématiquement et informatiquement, on a la possibilité d’accéder à des structures décrivant la disposition spatiale de la masse foliaire et des phytomères des axes végétatifs. On peut alors traiter explicitement l’allocation de la biomasse dans les cernes selon diverses lois, en particulier la loi de Pressler. Ce faisant, on établit un lien formel entre la structure interne des axes végétatifs et l’architecture externe de l’arbre en croissance.

L’un des premiers modèles structure-fonction à prendre en compte l’héritage des modèles dendrométriques est le modèle Lignum (Pertunen, 1996). Dans ce modèle, initialement calibré pour le pin, l’architecture de l’arbre est générée en utilisant le formalisme des L-Systèmes avec des règles de production des unités de croissance (simplifiées comme un seul entrenœud) à partir de bourgeons. Le taux de ramification de ces unités dépend de leur dimension (supposée représentative de leur vigueur) selon des fonctions estimées empiriquement. Ceci permet de simuler la distribution du feuillage et l’interception lumineuse pour calculer la photosynthèse. La biomasse produite est affectée aux unités de croissance nouvelles et anciennes, ce qui permet de calculer leur longueur et leur diamètre en se basant sur le *pipe model* de Shinozaki (1964). Lignum calcule dans les axes les volumes respectifs d’aubier et de duramen. Les arbres peuvent de plus interagir avec leur environnement spatial : la croissance des houppiers est par exemple limitée par les contacts avec les arbres voisins. Les sorties du modèle concernent le volume du tronc et du feuillage, la hauteur de l’arbre, son diamètre à la base, et sa représentation 3D. Lignum intègre peu de notions botaniques en ce qui concerne le développement de l’architecture des arbres (non prise en compte de l’unité architecturale détaillée, des caractéristiques stochastiques, de la mortalité des axes, de la préformation et la néoformation, etc.). Son approche purement fondée sur la simulation conduit à des temps de calcul importants. Ceci tient au fait que la structure topologique doit être explicitement représentée et le fonctionnement détaillé au plus près du contexte biologique pour pouvoir mettre en œuvre le développement et la croissance par l’intermédiaire des relations sources-puits qui assurent la circulation de la biomasse dans la structure.

## ⏩ Modélisation de la croissance secondaire dans les modèles AmapHydro et GreenLab

### Modèle AmapHydro et la croissance secondaire

Le modèle AmapHydro (De Reffye *et al*., 1997), développé au Cirad, s'est spécialisé dans la description détaillée des empilements de cernes dans les axes végétatifs, liés au développement et à la croissance de l'arbre. Ce modèle repose sur les mêmes hypothèses biologiques que le modèle Lignum quant au développement et sur le *pipe model* pour le fonctionnement. Le modèle de développement d'AmapHydro est sommaire car l'unité de croissance est réduite à l'entrenœud. Cet entrenœud porte toutes les branches de l'unité de croissance. Le modèle est donc limité à des architectures simples (conifères, érables, etc.).

On suppose que chaque feuille produit un élément de cerne de volume constant (assimilable à un tube) qui se propage jusqu'au sol par le chemin direct inscrit dans l'architecture de l'arbre. La section de l'élément est donc inversement proportionnelle à la longueur du chemin qui va de la feuille au sol. En accord avec la typologie de l'analyse architecturale botanique, les axes ont une durée de vie qui dépend de leur âge physiologique.

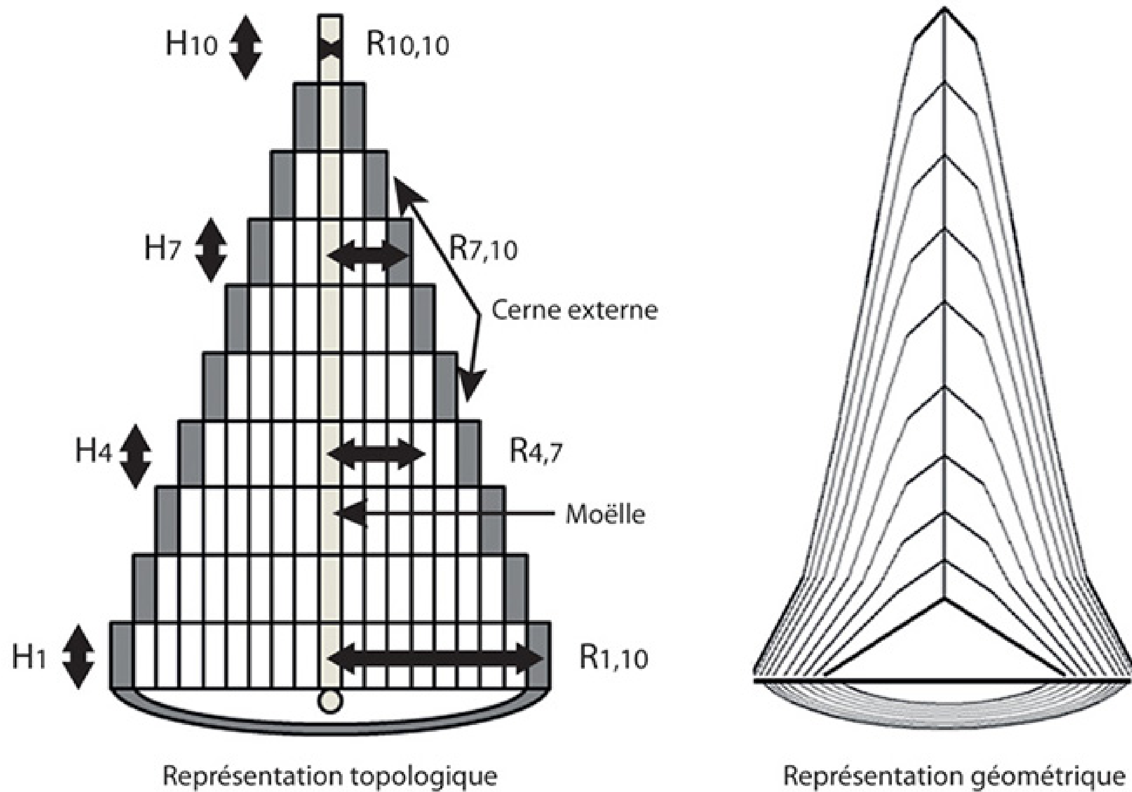



**Figure 8.5.** Représentation de la structure interne d'une tige ligneuse dans AmapHydro.

**a** : structure topologique. La numérotation des entrenœuds au niveau de l'axe (et non au niveau de l'unité de croissance) se fait à partir du bas. Celle des cernes nécessite deux indices : le numéro de l'entrenœud et le numéro du cerne (supérieur ou égal à celui de l'entrenœud. **b** : la représentation géométrique du profil de la tige est fonction des volumes des entrenœuds et des relations d'allométrie. Un lissage permet d'éviter un profil trop « télescopique ».

Les cernes d'un entrenœud sont donc constitués d'un nombre d'éléments de cernes égal au nombre de feuilles fonctionnelles vues en amont et leurs surfaces sont égales à ce nombre multiplié par la surface de la section de l'élément de cerne. Pour simuler la croissance interne en diamètre des axes, il suffit donc d'étaler la production d'une feuille à partir de sa position, avec un tube sur tous les entrenœuds sous-jacents le long du chemin jusqu'à la base du tronc à chaque cycle de développement et de répéter l'opération pour toutes les feuilles du houppier. On obtient alors *in fine* la structure interne du tronc (Figure 8.5). Au centre se trouve la moelle qui n'est autre que la section de l'entrenœud avant que le premier cerne ne le recouvre. Les autres cernes s'empilent d'une façon concentrique à raison d'un nouveau cerne par année.

La moelle de l'entrenœud apparu à la date $i$ est assimilée à un cylindre de volume noté $q_m(i, t)$ (chapitre 5). Pour un même âge $t$ de la plante, le tableau $q_m(*, t)$ donne le profil de la série organique des moelles de la tige. Par ailleurs, à l'âge $t$, l'entrenœud apparu au cycle $i$ est enrobé par un nouveau volume de cerne noté $q_c(i, t)$. Pour des raisons de simplification d'indices, on pose que l'entrenœud à sa formation est constitué de la moelle et du premier cerne (on observe l'arbre en fin de saison).

L'empilement des cernes sur cet entrenœud qui est stocké dans le tableau est noté $q_c(i,*)$ avec $i \leq t$. Le volume de l'entrenœud $q_e(i, t)$ est, par définition, la somme du volume de la moelle et du volume des cernes qui se déposent dessus. On a donc :

$$q_e\left(i,t\right) = q_m\left(i,t\right) + \sum_{j=i}^{t} q_c\left(i,j\right) \text{ (1)}$$

La série organique $q_e(*, t)$ décrit le volume de la tige au niveau du phytomère. En dendrométrie, on est intéressé par la hauteur et le diamètre de la tige. Il faut donc passer du volume aux dimensions de l'entrenœud par l'intermédiaire des allométries (chapitre 5). La longueur de l'entrenœud est égale par définition à celle de la moelle soit :

$h\left(i,t\right) = \sqrt{\beta}.\left(q_m\left(i,t\right)\right)^{\frac{1+\gamma}{2}}$ où $\beta$ et $\gamma$ sont des coefficients d'allométrie.

Ceci donne la surface de la section de l'entrenœud : $s\left(i,t\right) = \frac{q_e(i,t)}{h(i,t)}$.

On obtient finalement le diamètre de l'entrenœud à partir de cette section par $d\left(i,t\right) = 2 \cdot \sqrt{\frac{s(i,t)}{\pi}}$.

À l'âge $t$, le profil géométrique de la tige est donc donné par les séries $h(*, t)$ et $d(*, t)$. Ces calculs peuvent être effectués pour tout axe de l'architecture de l'arbre en relation avec ses âges chronologiques et physiologiques. Quand l'axe est mort, il n'y a plus de feuilles fonctionnelles dessus et donc sa croissance secondaire est arrêtée en même temps que son développement. Le modèle AmapHydro permet donc de donner la forme d'un tronc en section longitudinale ou radiale à partir de la description détaillée de la répartition des feuilles dans la structure (figure 8.6).

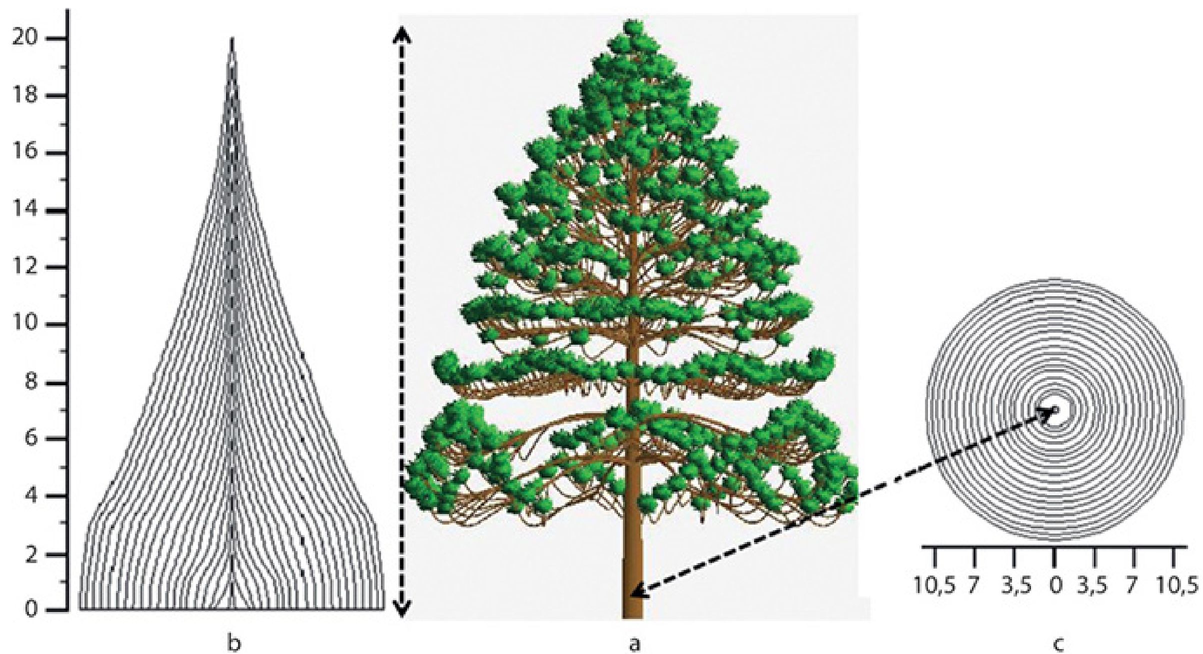



**Figure 8.6.** Architecture et croissance secondaire.

Chaque élément du feuillage produit un élément de cerne assimilé à un tube qui parcourt le chemin qui mène à la base de l'arbre. Sa longueur est celle du chemin. Son volume étant fixé, on en déduit sa section. L'assemblage des tubes en faisceaux donne la surface des cernes sur tous les entrenœuds et notamment sur le tronc (les diamètres sont dilatés pour plus de visibilité). **a** : arbre à 20 ans. **b** et **c** : sections du tronc, longitudinale et radiale à la base, montrant les cernes issus de la croissance secondaire.

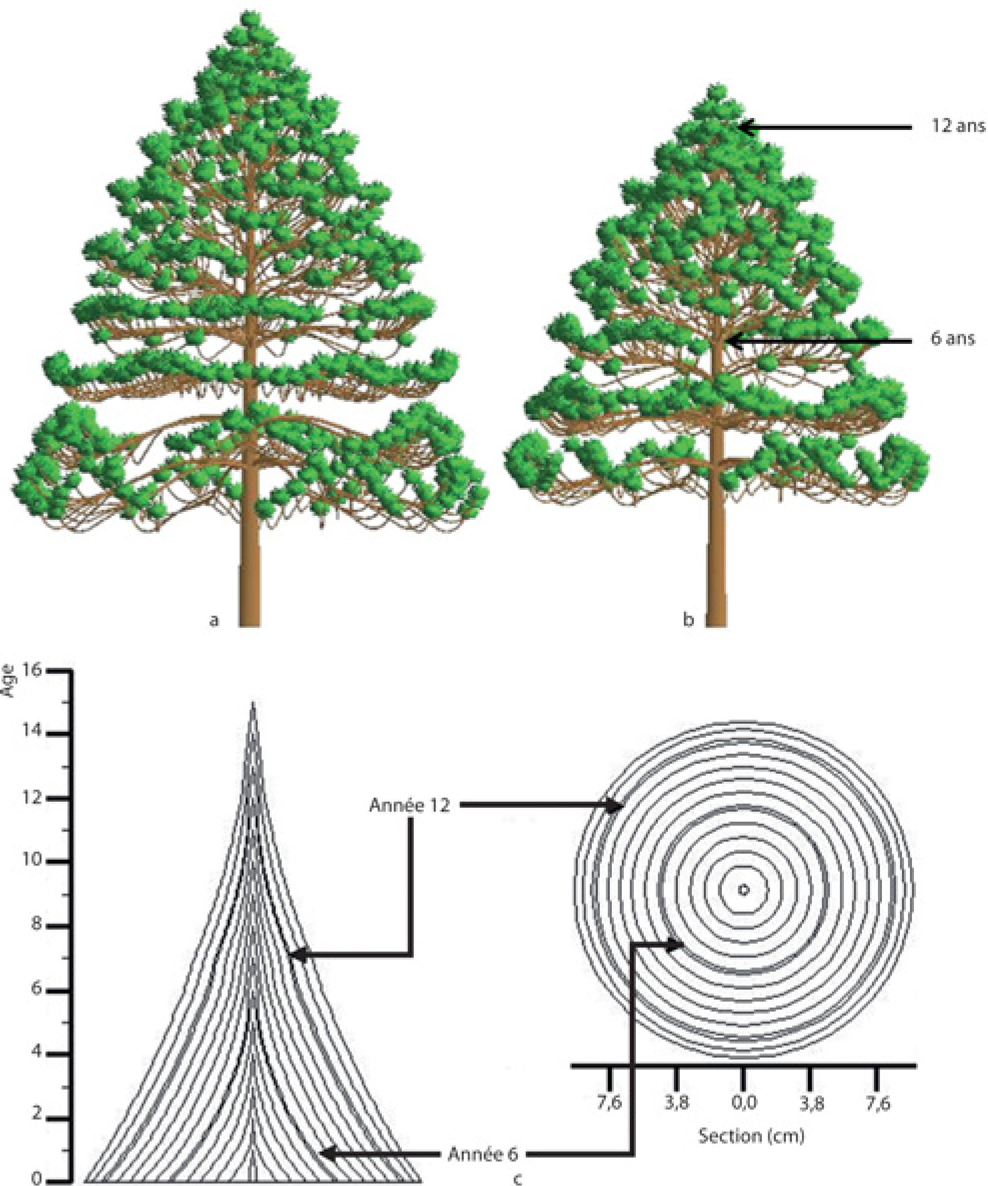



**Figure 8.7.** Stress annuel et conséquence sur la croissance simulée par AmapHydro.

L'arbre âgé de 16 ans est stressé les années 6 et 12. Cela induit une diminution de la croissance en longueur et en épaisseur ces années-là. **a** : arbre témoin. **b** : arbre stressé. **c** : visualisation des stress dans le tronc.

L'empilement des cernes dans la tige peut être considéré comme une mémoire du fonctionnement puisque les épaisseurs de cernes sont associées à l'état de l'arbre au moment où ils sont apparus. On peut ainsi simuler et retrouver l'effet du climat (figure 8.7). De même, par méthode inverse, on peut retrouver le nombre de feuilles fonctionnelles en amont des unités de

croissance de la tige et ainsi reconstituer le volume du feuillage dans le houppier sans pour autant avoir accès à sa structure précise.

Avec AmapHydro, la croissance secondaire des entrenœuds est donc totalement reliée à l'architecture de l'arbre. Il permet de retrouver qualitativement les lois empiriques classiques de l'évolution longitudinale et radiale des surfaces de cernes. La surface du cerne longitudinal croit quasi linéairement du sommet de l'arbre jusqu'à la base du houppier, au-delà de laquelle elle reste constante. La linéarité est assurée par la senescence des feuilles et l'élagage des branches dont le feuillage devient alors stable en volume. La surface des cernes concentriques à la base du tronc s'accroit en partant de la moelle, passe par un maximum et décroit lentement. Cela traduit l'expression de la croissance exponentielle initiale, puis quand la demande se stabilise par suite de la formation du houppier, cela traduit l'effet de l'allongement de la partie dénudée de la tige allié à un houppier invariant.

Chaque élément de cerne est un puits au même titre qu'un organe quelconque. Sa durée de vie est limitée à un seul cycle de croissance. À chaque feuille est associé un élément de cerne qui participe à la demande de l'arbre. L'ensemble du faisceau d'éléments de cernes constitue le compartiment de la croissance secondaire et sa demande est égale à la demande d'un élément multipliée par leur nombre. Comme application (chapitre 17), un module de mécanique a permis d'étudier l'équilibre de l'arbre sur pied ; et un module de sciage des troncs simulés a permis de calculer et visualiser des planches virtuelles avec leurs dessins des cernes.

## Le modèle GreenLab et la croissance secondaire

La lourdeur des calculs constitue une limite importante des simulations d'arbres basées sur la création et l'exploration de la structure topologique pour la répartition de la biomasse dans les cernes. Le développement du modèle GreenLab qui reprend les connaissances botaniques et agronomiques d'AmapHydro a permis de pallier à cet inconvénient en remplaçant le simulé par le calculé, c'est-à-dire la répartition de la biomasse par son allocation directe, sans propagation dans la structure.

## Adaptation de la notion de pool commun pour les arbres dans GreenLab

Alors que chez les herbacées la notion de pool commun est couramment admise (chapitre 5), la longueur des parcours des sucres synthétisés par les feuilles dans une grande structure ligneuse comme un arbre pose problème. Cependant, il est clair que la matière végétale est produite de prime abord dans la couronne feuillée périphérique et qu'elle migre ensuite en descendant dans l'architecture à la manière d'un réseau hydrographique le long des axes qui mènent à la base. La matière végétale se répartit d'une part dans les phytomères feuillés de la couronne et d'autre part en descendant, dans ceux des axes sous-jacents où elle forme les cernes.

Il est équivalent de dire que ce qui alimente un phytomère individuel feuillé de la couronne est proportionnel à la biomasse totale produite, divisée par le nombre de phytomères, que d'autoalimenter ce phytomère par sa propre production. On peut considérer que dans la couronne, les organes en expansion ont accès à un même pool commun de réserve. En revanche, les entrenœuds des axes sous-jacents soumis uniquement à la croissance secondaire ne voient qu'une partie des feuilles qui les alimentent. Cette partie est calculable par la méthode des sous structures (chapitre 4) et elle constitue une « fenêtre » sur le pool commun. À chaque entrenœud correspond ainsi un nombre de feuilles qui alimentent sa croissance secondaire et qui est calculable (figures 8.8a et b).

**Figure 8.8.** Adaptation du pool commun pour les cernes dans les arbres.

**a** : le pool est constitué par la couronne feuillée (demi-anneau vert). Les phytomères feuillés sont dans le pool. A l’extérieur, le point A voit tout le pool, mais les autres points B, C, D n’en voient qu’une partie qui est une fenêtre sur le pool. L’épaisseur du cerne d’un entrenœud particulier est proportionnelle à la taille de la fenêtre associée, ce qui simule la loi de Pressler ou son équivalent *pipe model*. La notion de pool commun peut ainsi être conservée dans les grandes structures végétales. **b** : étude dans le détail du nombre de feuilles fonctionnelles que « voit » un phytomère en amont selon son emplacement dans une structure. La surface de son cerne externe est proportionnelle à ce nombre. Le nombre de feuilles (explicité sous chaque entrenœud) est calculable par un opérateur ce qui ne nécessite pas d’explorer la structure. La durée de vie des feuilles est ici 2 cycles. Les branches ont une durée de vie limitée (3 CD pour les A2, 1 CD pour les A3). Les axes morts ne portent plus de feuilles fonctionnelles et ne font plus de cernes.

Avec les mêmes hypothèses biologiques, GreenLab reprend sous une forme computationnelle ce qui était entièrement dévolu à la simulation dans le modèle AmapHydro. D’abord, la factorisation multi-échelle des sous-structures qui s’appuie sur l’âge physiologique permet de réduire drastiquement le temps nécessaire pour le calcul du développement d’un arbre. Ensuite, le calcul de la croissance secondaire des entrenœuds ne se fait plus par une diffusion de la biomasse allouée au cerne à partir des

feuilles le long de la structure topologique, mais par une allocation directe d'une fraction de la biomasse du compartiment cerne. En effet, on connaît par calcul le nombre de feuilles vivantes en amont de chaque entrenœud de l'axe principal d'une sous-structure d'âges chronologique et physiologique donnés. Par péréquation, l'allocation en biomasse des cernes se fait dans toute la structure de l'arbre sans qu'il soit besoin de la parcourir autant de fois qu'il y a de feuilles, ce qui diminue encore considérablement le temps de calcul.

## Croissance secondaire et plantes à développement continu

Les herbacées et les arbustes ont un développement continu, mais seuls ces derniers, qui sont ligneux, ont une croissance secondaire. Certains arbres comme les cyprès ou l'eucalyptus ont également un développement continu, mais c'est une exception ; en général, les arbres présentent un développement rythmique (chapitre 1).

### Implémentation de la loi de Pressler

Le calcul de la surface d'un cerne se fait en trois temps.

La première phase est définit par le calcul de la demande de la plante, y compris celui de la demande des éléments de cernes. À chaque feuille fonctionnelle correspond un élément de cerne auquel est associé un puits constant qui dure un cycle. Cela nécessite de dénombrer (chapitre 4) les types d'entités qui composent la structure topologique et d'additionner tous les puits des organes associés au phytomère (chapitre 5). Soit $D(t)$ la demande totale de tous les organes et $D_c(t)$ la demande du compartiment cerne. $D(t)$ s'exprime par l'équation 2 du chapitre 5 que l'on rappelle ici.

$$D(t) = \sum_{o,\varphi} \left( \sum_{i=1}^{t} N_o^{\varphi}(t-i+1) \, . \, p_o^{\varphi}(i) \right)$$

L'indice *o* désigne le type d'organe (*a*, la feuille, *e*, l'entrenœud, *f*, le fruit et *c*, l'élément de cerne). L'indice *φ* est l'âge physiologique. On pose : $j = (t - i + 1)$.

Alors $N_o^{\varphi}(j)$ est le nombre d'organes dans la cohorte de type *o* et d'âge physiologique $\varphi$ apparue à l'âge *j* et $p_o^{\varphi}(i)$ le puits associé à l'âge *i*. La demande des cernes $D_c(t)$, incluse dans $D(t)$, s'écrit : $D_c(t) = N_a^{\varphi}(t) \cdot p_c$.

C'est la somme des puits des éléments de cernes qui sont des organes au même titre que les feuilles, mais dont la durée d'expansion est fixée à un seul cycle. Par définition, le nombre d'éléments de cernes est égal au nombre de feuilles fonctionnelles, le puits de l'élément de cerne, par défaut indépendant de l'âge physiologique, est constant.

Lors d'une deuxième phase, on calcule la biomasse du compartiment cerne. On connait la biomasse $Q(t\text{-}1)$ de la réserve qui va alimenter les puits du cycle *t*. La réserve allouée au compartiment cernes est donc : $Q_c\left(t\right) = \frac{D_c(t)}{D(t)} \cdot Q\left(t-1\right)$.

En dernier lieu, on calcule l'allocation de biomasse aux entrenœuds. Cette quantité $Q_c(t)$ est à partager entre tous les entrenœuds qui « voient » au moins une feuille vivante située au-dessus d'eux dans l'architecture de la plante (figure 8.8b). La demande du cerne d'un entrenœud *x* est supposée proportionnelle à sa longueur $h(x)$ et au nombre de feuilles $n_a(x)$ vues par celui-ci afin d'appliquer la loi de Pressler. Pour toute position *x* du phytomère dans la structure topologique, on peut écrire que la demande relative $D_c^r\left(t\right)$ de tous les entrenœuds vis à vis du pool de biomasse réservé aux cernes est : $D_c^r\left(t\right) = \sum_x n_a\left(x\right) \cdot h\left(x\right)$.

Le volume du cerne $q_c(x)$ de l'entrenœud *x* s'écrit donc :

$$q_c\left(x\right) = \frac{n_a(x) \cdot h(x)}{D_c^r(t)} \cdot Q_c\left(t\right)$$

La section du cerne le long d'un entrenœud est invariante et vaut :

$$s\left(x\right) = \frac{n_a(x)}{D_c^r(t)} \cdot Q_c\left(t\right)$$

À chaque valeur *x* de la position au sein de la structure topologique correspond un couple (*i*, *t*) qui donne le rang de l'entrenœud dans sa série organique.

Soit *n* le nombre de fois où est associé un couple (*i*, *t*) à *x* dans la structure topologique. On peut alors écrire :

$$q_c\left(i,t\right)=\frac{1}{n}\sum q_c\left(x\right)$$

Les *n* valeurs de $q_c(x)$ varient dans le cas stochastique, on obtient ainsi le profil moyen du volume des cernes des entrenœuds dans la série organique. Le volume de l'entrenœud est la somme du volume de la moelle et des volumes des cernes concentriques (équation 1) et on en déduit son diamètre.

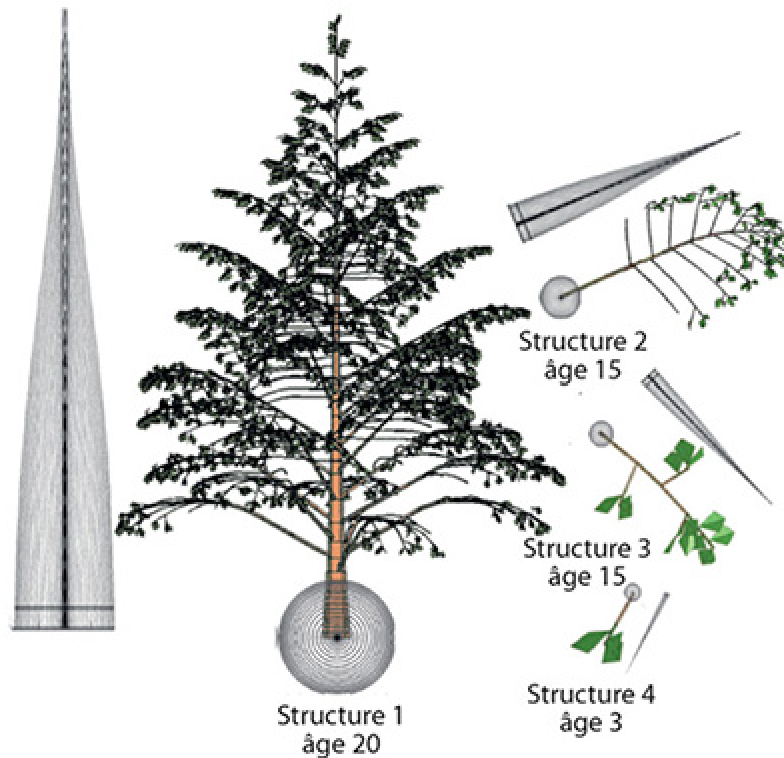



**Figure 8.9.** Construction de l'architecture d'un arbre et de la structure interne des cernes des axes ligneux par la méthode des sous-structures, grâce au logiciel GreenScilab (Kang *et al*., 2009).

On peut afficher séparément, avec ce logiciel, les structures 3D aux différentes échelles (les cernes sont dilatées pour plus de visibilité). Ici, l'arbre a 20 ans et 4 âges physiologiques.

Un premier programme développé au Liama, nommé GreenScilab (Kang *et al*., 2009), basé entièrement sur ces méthodes de factorisation des sous-structures, calcule la croissance secondaire au lieu de la simuler comme dans AmapHydro (figure 8.9). Les résultats obtenus sont équivalents à ceux

obtenus auparavant par AmapHydro, mais on réalise un gain important en temps de calcul.

### Implémentation d’autres algorithmes de croissance secondaire

Indépendamment du volume de croissance secondaire à répartir, on peut proposer d’autres algorithmes qui simulent une circulation différente de la biomasse dans les cernes tout en prenant soin qu’ils puissent être aussi bien implémentés en exploitant les sous-structures pour des raisons de performance. Ainsi, il a été constaté que les sucres synthétisés par les feuilles ne font pas qu’emprunter le chemin qui mène directement à la base de l’arbre. Certains remontent en proportion à chaque embranchement dans l’axe qui porte la sous structure. On propose alors de modéliser le résultat de la croissance secondaire comme une combinaison de la loi de Pressler et d’un pool commun selon le principe décrit ci-dessous, pour mieux ajuster les profils des troncs observés.

Dans cette approche, on suppose qu’une fraction $\lambda$ de la biomasse allouée aux cernes suit la loi de Pressler et que la fraction restante $(1 - \lambda)$ est allouée à tous les entrenœuds de la structure totale de la plante qui voient au moins une feuille vivante en amont (figure 8.8b) et proportionnellement à leurs longueurs. Il faut donc calculer deux demandes relatives à la répartition de la matière végétale qui va aux cernes et faire une péréquation.

La première demande correspondant à $\lambda = 1$ correspond au mode dit « de loi de Pressler » déjà explicitée : $D_{1c}^{r}(t) = \sum_{x} n_a(x) \cdot h(x)$.

La deuxième demande, correspondant à $\lambda = 0$, stipule que chaque feuille distribue de la biomasse sur tous les entrenœuds de la structure, et on pose : $D_{2c}^{r}(t) = \sum_{x} sign(n_a(x)) \cdot h(x)$, où $x$ désigne une position de l’entrenœud dans la structure. L’expression $sign(n_a(x))$ renvoie la valeur 1 ou 0 selon qu’il y a au moins une feuille vivante ou non en amont de l’entrenœud $x$. Dans ce cas, l’épaisseur du dernier cerne est la même sur tous les entrenœuds de l’arbre.

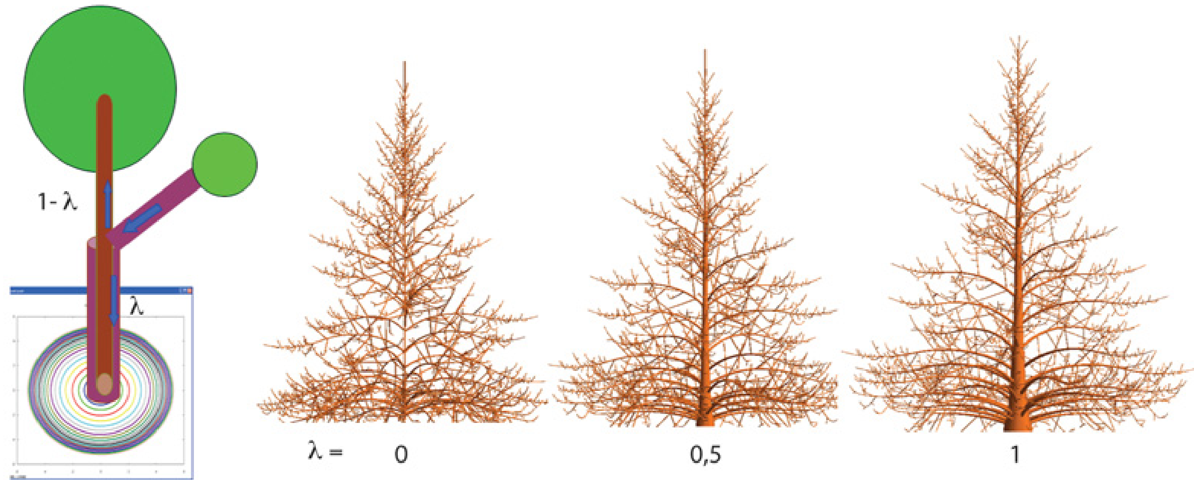



**Figure 8.10.** Influence globale du paramètre $\lambda$ sur le diamètre des axes végétatifs (logiciel Digiplante).

On obtient alors le volume du cerne sur l'entrenœud *x* par la composition des deux modes :

$$q_c\left(x\right) = h\left(x\right) \cdot \left(\lambda \cdot \frac{n_a(x)}{D_{1c}^r(t)} + (1-\lambda) \cdot \frac{sign(n_a(x)).}{D_{2c}^r(t)}\right) \cdot Q_c\left(t\right)$$

Selon les valeurs du coefficient $\lambda$, pour une même biomasse allouée aux cernes, le profil en diamètre des axes est fortement modifié (figure 8.10). La biomasse produite par l'ensemble du houppier est allouée à chaque entrenœud proportionnellement à la surface foliaire située au-dessus de sa position dans l'architecture de la plante dans un rapport $\lambda$ et proportionnellement au nombre total de feuilles dans un rapport $1 - \lambda$. Si $\lambda = 1$, on retrouve la loi de Pressler. Les axes ont une forme conique. Si $\lambda = 0$, chaque phytomère de l'arbre reçoit de la biomasse provenant de toutes les feuilles. Les axes ont une forme cylindrique et sont très fins. Toutes les situations intermédiaires sont possibles pour une même quantité de biomasse distribuée dans les cernes (Digiplante, Cournède, 2008, 2013).

Des observations sur des jeunes pins avec cet algorithme montrent que $\lambda$ est voisin de 0, alors qu'il est plus proche de 1 pour des arbres plus âgés. Ce résultat semble logique. Quand la structure est petite la biomasse peut circuler partout, alors que sur des arbres plus âgés, l'allocation de la biomasse d'une feuille pour les cernes ne doit pas « remonter » facilement jusqu'aux extrémités les plus éloignées.

Plus précisément, on voit que l’effet de $\lambda$ se répercute surtout sur le tronc (âge physiologique 1) et les branches les plus périphériques. Les branches intermédiaires reçoivent à peu près autant de biomasse en amont qu’elles n’en cèdent en aval (figure 8.11). Cet algorithme a été implanté dans les logiciels Digiplante en 2008, QingYuan en 2011 et Gloups en 2013.

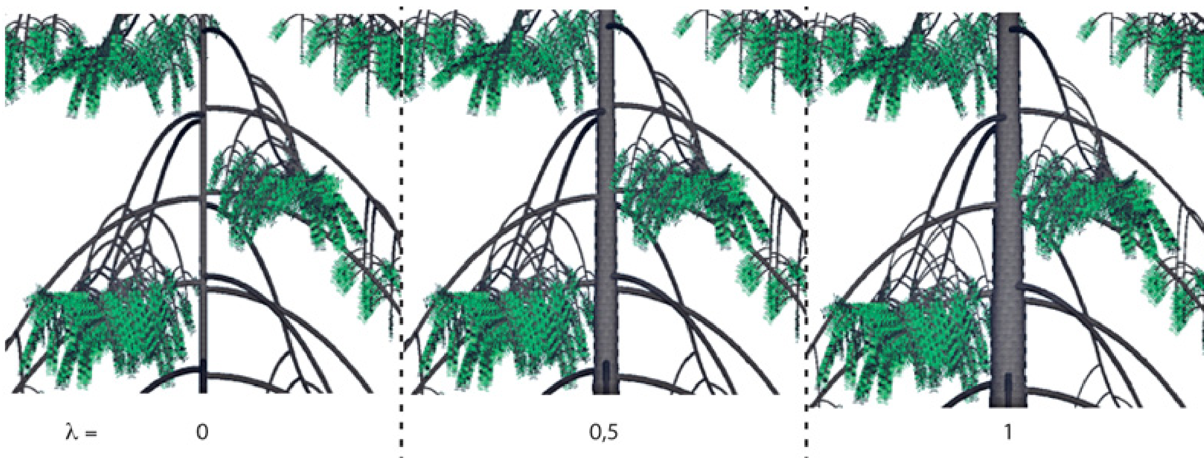



**Figure 8.11.** Influence locale du paramètre $\lambda$. Détail de verticille de conifères simulés.

Pour $\lambda = 0$, les axes sont d’une épaisseur comparable. Pour $\lambda = 1$, c’est surtout le tronc qui profite de la distribution de la biomasse dans les cernes. Les branches périphériques se vident et les branches intermédiaires reçoivent à peu près autant de biomasse qu’elles n’en cèdent (logiciel QingYuan , Hua Jin, 2011).

Il est également possible de donner des puits différents aux éléments de cernes selon leur âge physiologique. Ceci est nécessaire pour les axes courts qui n’ont pas ou très peu de croissance secondaire, comme chez le hêtre. Ces axes courts sont les plus nombreux sur un arbre. Si leur demande en croissance secondaire était similaire à celle des axes longs, l’essentiel de la production de l’arbre (pool commun) serait mobilisée pour y subvenir ce qui réduirait nettement la croissance. En procédant ainsi, une meilleure prise en de compte de ces rameaux courts, appelés pousses d’exploitation (l’essentiel de la biomasse y est alloué aux feuilles), est possible.

## Croissance secondaire et arbres à développement rythmique

Le modèle de croissance secondaire reste le même, mais le fonctionnement à double échelle de l’automate botanique complique le profil des cernes où

les unités de croissance sont bien marquées.

### Cas des arbres synchrones avec des unités de croissance préformées

Dans le cas des arbres synchrones avec des unités de croissance préformées, il est possible de simplifier le calcul et de se ramener au cas de la croissance continue. Les unités de croissance sont créées en un seul cycle avec tous leurs phytomères. Ceux-ci sont identiques (et la moelle de l'UC est cylindrique) car leur expansion est simultanée (chapitre 6), mais ils peuvent être différentiés par l'automate botanique pour simuler l'acrotonie. Le pas de temps devient annuel, et en un seul cycle, les UC sont mises en place avec les phytomères et les cernes. Ce système permet de suivre la croissance de grands arbres, mais sa portée reste limitée à des architectures simples avec des UC préformées ; il est mis en œuvre dans le logiciel (Digiplante, Cournède, 2008, 2013) et est une option du logiciel (Gloups, De Reffye, 2013). La figure 8.12 affiche un arbre simulé de cette manière. La structure en double échelle des axes avec une acrotonie marquée pour la ramification est nettement visible. La croissance secondaire est calculée sur tous les entrenœuds en fonction du nombre de feuilles vues en amont respectivement par ceux-ci.

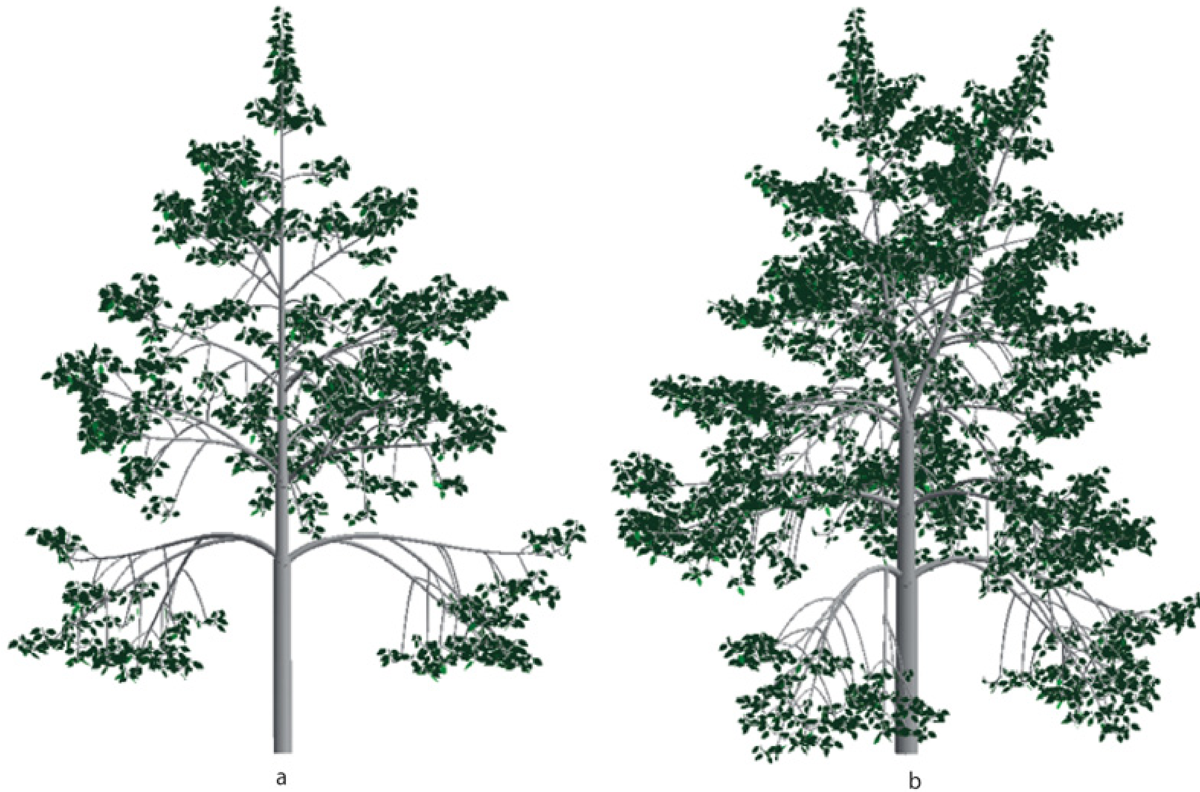



**Figure 8.12.** Simulation de la croissance primaire et secondaire d'un arbre rythmique synchrone avec des unités de croissance préformées.

L'arbre est représenté non réitéré dans son unité architecturale en (**a**). En (**b**) le même est réitéré car on a augmenté sa surface de production (inverse de la densité). Cet arbre est caractérisé par quatre âges physiologiques et les unités de croissance portent différents types d'axes selon l'ordre qui crée l'acrotonie. Le diamètre des axes dépend de la loi de Pressler ($\lambda$ = 1). Plus un phytomère voit de feuilles en amont plus le diamètre de son entrenœud augmente (logiciel Digiplante).

### Cas des arbres synchrones avec des unités de croissance néoformées

Ce cas est le plus complexe car il faut tenir compte dans le détail du fonctionnement des méristèmes au cours des cycles annuels du développement, qui génère des pauses structurelles et aléatoires. À chaque cycle de développement (qui est ici aussi un cycle de croissance), des nouveaux éléments de cernes formés assurent l'expansion de la croissance secondaire. Le développement est périodique. Chaque année est caractérisée par un nombre de cycles terminés par la pause qui marque l'hiver. La moelle des UC n'est plus cylindrique car tous les phytomères

d’une pousse ont une expansion différente sous la dépendance de la variation de *Q/D*.

La gestion du détail au niveau du cycle a un coût important en calcul et en mémoire. Il faut au moins autant de cycles dans l’année qu’il y a de phytomères à mettre en place dans l’UC, auxquels il faut ajouter d’éventuels cycles de croissance qui se succèdent et la pause annuelle qui marque la fin de la période de fonctionnement. Sachant que les arbres qui font de la néoformation, comme les peupliers ou les ormes peuvent avoir des UC avec plus de cinquante entrenœuds, les durées de développement vont se compter en centaines de CD pour quelques dizaines d’années. Les logiciels de simulation trouvent ainsi vite leur limite. Ainsi, l’arbre de la figure 8.13 simulé par le logiciel Gloups est âgé de 120 CD ce qui représente 12 ans (le nombre de cycles annuels est de 10 CD). Il produit : 108 phytomères d’âge physiologique 1, 1260 phytomères d’âge physiologique 2, 6105 phytomères d’âge physiologique 3, 13275 phytomères d’âge physiologique 4. Il nécessite plusieurs minutes pour être simulé en mode liste (chapitre 4), ce qui permet de le visualiser en 3D.

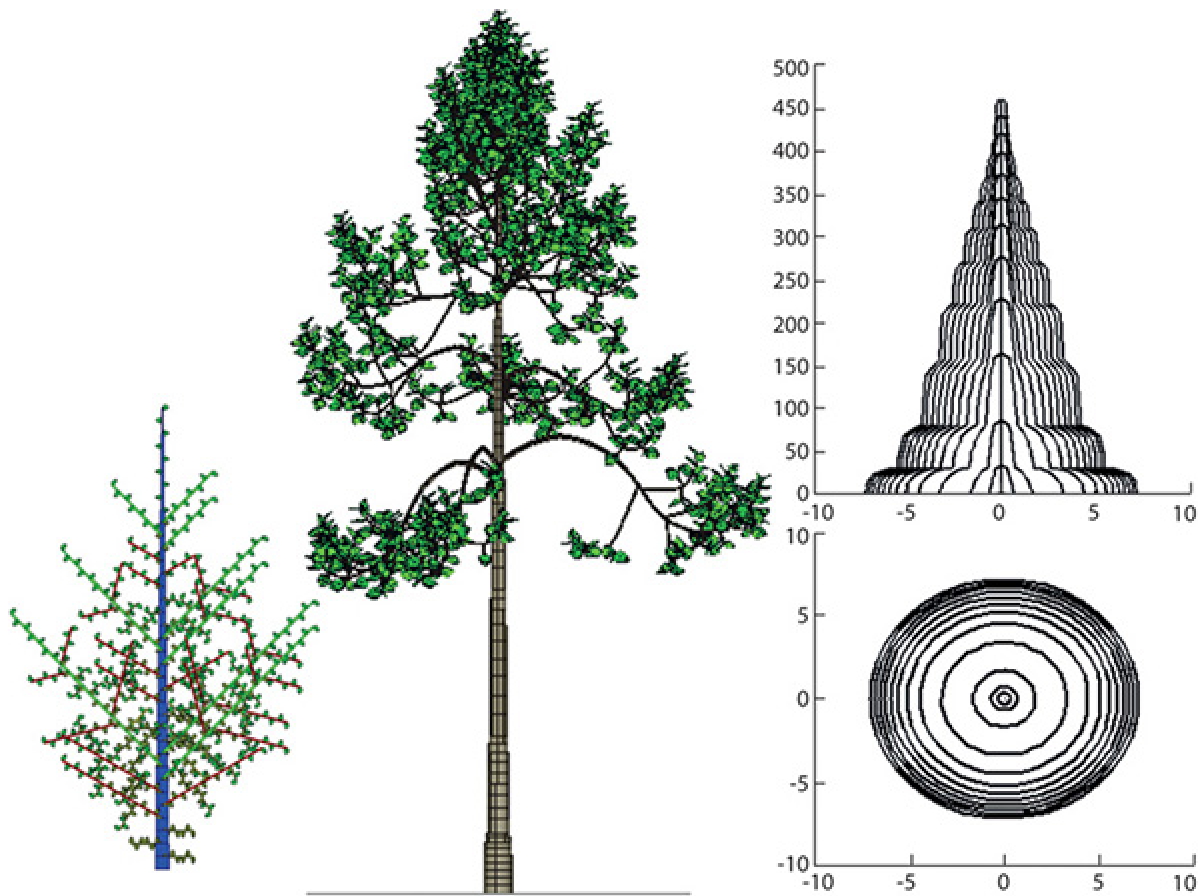



**Figure 8.13.** Simulation d’un arbre avec 4 âges physiologiques, une ramification acrotone et des UC néoformées.

**a** : détail à 4 ans de la structure topologique engendrée par l’automate botanique double échelle ; **b** : visualisation 3D de l’arbre à 12 ans. Les axes morts sont élagués ; **c** : visualisation des empilements de cernes longitudinaux et **d** : radiaux (fortement grossis) à la base de l’arbre. L’aspect rythmique de la croissance est visible sur les empilements de cernes longitudinaux du tronc (logiciel Gloups).

### Obtention directe des profils de cernes en mode matrice

Le modèle GreenLab permet d’obtenir directement le profil des axes par le mode matrice grâce aux séries organiques (chapitre 4), sans construire la structure topologique, ce qui accélère les calculs. On obtient directement le profil du tronc avec les cernes (figure 8.13) en quelques secondes. Ce résultat peut être suffisant pour la recherche forestière qui se focalise sur la structure des troncs.

### Interaction entre la croissance de la plante et la croissance secondaire

Les puits des éléments de cernes prennent part à la demande de la plante, ce qui diminue le rapport *Q/D* quand ils augmentent et donc diminue la biomasse qui revient aux feuilles et *in fine* la croissance (figure 8.14a, b, c). Un puits de cerne trop fort diminue la croissance et donc la production de bois. Un puits trop faible diminue également la production de bois et l'arbre est trop élancé ce qui met en péril sa stabilité. Le paramètre $\lambda$ qui modifie la répartition de la biomasse dans les cernes change le profil du tronc et donc l'équilibre mécanique de l'arbre sur pied (figure 8.14d et 8.14e). Il existe un compromis, que l'on peut déterminer par optimisation, entre la stabilité mécanique et la production ligneuse, compromis étudié dans (Qi *et al*. 2009).

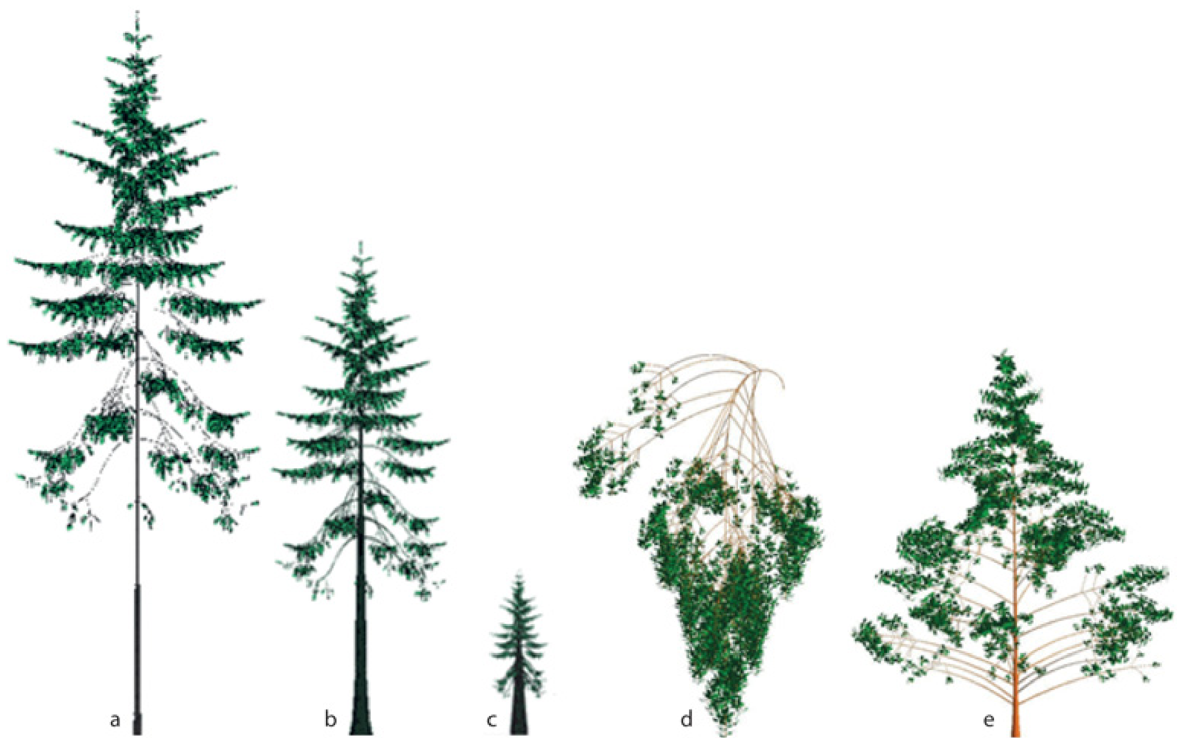



**Figure 8.14.** Influence du puits des cernes et du paramètre λ sur la croissance secondaire.

**a**, **b** et **c** : influence du puits des éléments de cernes sur la croissance de l'arbre. **a** : le puits est trop faible, l'arbre croit trop en hauteur, ce qui met en péril son équilibre mécanique et diminue la production de bois. **c** : le puits est trop fort ce qui empêche la croissance. **b** : le puits des cernes assure la meilleure production de bois et la stabilité de

l'arbre (logiciel QinYuan). **d** et **e** : influence du paramètre $\lambda$ sur la stabilité mécanique de l'arbre. Les deux arbres **d** et **e** ont les mêmes paramètres fonctionnels et font la même quantité de bois pour les cernes. Seule la répartition qui dépend de $\lambda$ dans l'architecture change. Pour $\lambda = 0$ (**a**), la stabilité n'est plus assurée car le tronc est trop fin. C'est le flambage. Pour $\lambda = 1$, la biomasse est accumulée sur le tronc et permet l'équilibre mécanique de l'arbre (logiciel Digiplante).

## ⏩ À retenir

La modélisation de la croissance secondaire dans le modèle structure-fonction GreenLab distingue deux problématiques :

**Le modèle de production ligneuse (globale), allouée à la croissance secondaire**

Chaque feuille vivante fournit sa contribution sous la forme d'un élément de cerne. Cette entité peut être considérée comme un organe associé au phytomère comme les autres (feuilles, entrenœuds, fruits). Il possède un puits. Il y a autant d'éléments de cernes que de feuilles fonctionnelles, en nombre $N_a$. La somme des puits des éléments de cerne est la demande $D_c$ de la croissance secondaire qui s'ajoute à la somme des autres puits pour former la demande $D$ de l'arbre. Connaissant la biomasse $Q$ produite par la photosynthèse, on en déduit le volume de biomasse $Q_c$ à répartir dans les cernes : $Q_c = Q \cdot D_c / D$.

**Le mode de répartition de la biomasse dans les cernes**

Selon le mode, l'élément de cerne peut avoir différentes formes ; on en propose ici deux :

– l'élément de cerne est un tube de biomasse de section constante et qui se propage le long du chemin dans l'arbre qui mène de la feuille à sa base. Le volume $q_c$ d'un tube vaut : $q_c = Q_c / N_a$. Tous les tubes se rejoignent en faisceau, et la surface du cerne sur un phytomère donné est proportionnelle au nombre de tubes qui le traversent. Le total de la biomasse des tubes est le compartiment croissance secondaire. On régénère ainsi les notions de « pipe model » ou de la « loi de Pressler » qui stipulent que la surface d'un cerne est proportionnelle à la masse foliaire active portée en amont ;

– l’élément de cerne est une entité au niveau du phytomère qui prélève de la biomasse dans le compartiment cerne proportionnellement à la longueur de l’entrenœud et proportionnellement au nombre total de feuilles dans la plante. Dans ce cas les cernes ont tous la même section à un âge donné. Chaque feuille diffuse de la biomasse uniformément dans toute la structure.

Ces deux modes ont l’avantage d’être calculables par des algorithmes rapides. Et on peut les combiner pour mieux approcher le profil en diamètre des troncs et des autres axes végétatifs.

Si on veut calculer les paramètres qui contrôlent la croissance secondaire, à partir d’observations sur les arbres, il suffit d’ajuster, par la méthode inverse, les séries organiques des entrenœuds qui décrivent géométriquement le profil des axes. La méthode sépare bien les contributions de la moelle et celle des cernes dans le diamètre des entrenœuds (chapitre 12). Ceci fonctionne bien quand on simule des maquettes mais dans le cas de données expérimentales, on rencontre de nombreuses difficultés. Sur le plan pratique, les arbres sont plus difficiles à mesurer que les arbustes et les herbacées. Il est nécessaire de disposer de plantations régulières mono spécifiques et équiennes. La prise des données est lourde à mettre en œuvre et nécessite du matériel (échelle, nacelle,…). De plus, il est difficile d’obtenir des jeux de données adéquats au modèle en dehors d’études ciblées (thèses, projets) qui nécessitent un financement préalable. Les données dendrométriques usuelles des modèles forestiers ne sont pas assez détaillées pour le modèle GreenLab. Par exemple, la hauteur du tronc et son diamètre à la base sont insuffisantes pour décrire le profil d’un tronc.

Cependant, un point intéressant du modèle GreenLab est que les mesures sur les arbres se font selon des méthodes d’échantillonnage qui s’appuient sur la notion de type d’axes ce qui les rend indépendantes du modèle architectural et du volume de l’arbre. L’analyse des cimes permet de programmer l’automate botanique et de calculer le développement et la demande de l’arbre. La croissance peut alors être estimée en ajustant par méthode inverse les séries organiques mesurées par leurs homologues du modèle. En particulier, l’ajustement des séries organiques des longueurs et des diamètres extraites des mesures sur les axes permet d’estimer les paramètres de la croissance secondaire et de reconstruire les empilements

de cernes dans les axes végétatifs, dans le tronc notamment, élément qui importe en foresterie. En théorie un échantillonnage correct permet d'estimer la biomasse totale de la plante à un âge donné !

De plus, on peut visualiser la forme du houppier, le tronc et sa structure interne sans simuler l'architecture. Le profil des entrenœuds de la tige est une série organique qui peut s'obtenir directement et efficacement par le mode matrice (chapitre 4). Cette rapidité de calcul est essentielle pour calculer les paramètres de la croissance secondaire par méthode inverse.

Les premières plantes ligneuses étudiées avec GreenLab (le cotonnier, le caféier, le pin, le hêtre, le teck, l'érable) ont permis de valider expérimentalement le modèle des cernes (chapitre 12). Les profils des axes, mesurés en longueur et diamètre, sont ajustés en identifiant par la méthode inverse les paramètres sources-puits incluant ceux de la croissance secondaire.

# Chapitre 9

# Interactions entre la croissance et le développement

Amélie Mathieu, Philippe de Reffye

MengZhen Kang, Jing Hua, Paul-Henry Cournède, Véronique Letort ont également contribué à ce chapitre

L'architecture d'une plante est le résultat du déroulement d'un programme morphogénétique dans un environnement donné. Un même génotype va donner naissance à des phénotypes différents, si l'environnement varie. Même dans un milieu le plus homogène possible, il est impossible d'obtenir des individus identiques à cause d'une composante stochastique irréductible (chapitre 6).

Sur des périodes de croissance courtes (cas des herbacées), le fonctionnement des méristèmes est stable. En revanche, sur des périodes de croissance longues (cas des plantes pérennes), ce fonctionnement subit des variations importantes. Les dimensions des unités de croissance, les taux de ramification et de mortalité observés évoluent le long des axes végétatifs ou sont fortement modifiés en cas de stress dû à l'environnement.

Ainsi, un hêtre sous couvert forestier peut ne pousser que d'un centimètre par an ! Il ne ramifie pas et le méristème de la tige ne produit qu'une paire de phytomères dont les entrenœuds courts (0,5 cm) n'ont pas de croissance secondaire. À quinze ans, l'arbre ne mesure que quinze centimètres de hauteur. Le même arbre cultivé en pleine lumière peut, sur une même période, mesurer quinze mètres de haut ! Ses unités de croissance sont alors abondamment ramifiées et peuvent dépasser le mètre en longueur, être composées de plus de douze phytomères dont les entrenœuds peuvent mesurer 10 cm, avec une forte croissance secondaire. Ce cas extrême

illustre l’énorme plasticité des phénotypes d’arbres issus d’un même génotype sous l’effet de l’environnement.

La densité de plantation modifie fortement les paramètres du développement de l’architecture d’un arbre. Isolé, l’arbre va ramifier et réitérer abondamment non loin de sa base pour prendre un port en boule et son tronc aura un diamètre important, alors qu’en plantation dense, l’arbre aura un port colonnaire et le tronc sera mince et élagué.

L’axe de référence dans le modèle AmapSim (chapitre 3) permet de suivre l’évolution du développement de l’architecture sur de longues périodes en modifiant progressivement le fonctionnement des UC. De même avec l’automate botanique du modèle GreenLab, les paramètres du fonctionnement des méristèmes peuvent évoluer le long des axes de développement.

Dans ces formes, la trajectoire du développement est « forcée », c’est-à-dire imposée en entrée de la simulation grâce à des fonctions affectées aux méristèmes et indexées sur l’âge chronologique : elle ne dépend pas des relations sources-puits et ne peut donc pas s’adapter mécaniquement à la dynamique de croissance de la plante. À chaque cycle correspond une demande *D* de la plante qui est calculée à partir des nombres d’organes mis en place dans les cohortes. La connaissance de cette demande permet de calculer les dimensions des organes mis en place et ensuite la production *Q* de la plante (chapitre 5). Dans cette version déterministe du modèle GreenLab, la croissance dépend du développement sans qu’il y ait de rétroaction de celle-là sur celui-ci. La composante stochastique (chapitre 6) ne modifie pas l’aspect forcé du développement.

Le formalisme mathématique du modèle (chapitres 5 et 6) fait émerger dans ses équations un rapport qui joue un rôle-clé et qui apparaît comme une notion intégrative caractérisant le déroulement de la croissance : le rapport de l’offre sur la demande, noté *Q/D*. Il correspond à une sortie du modèle et offre donc une possibilité de rétroaction de la croissance sur le fonctionnement des méristèmes et par conséquent sur le développement de l’architecture. Le rapport *Q/D* peut être en effet considéré comme une pression exercée par l’offre disponible en biomasse sur les méristèmes et les organes et qui agirait directement sur leurs fonctionnements. Ce choix, issu

des équations du modèle, est cohérent avec de nombreuses observations faites sur les plantes (chapitres 5, 7, 12).

De ce fait, une rétroaction de la croissance sur le développement a été introduite dans le modèle GreenLab, afin de lui donner plus de souplesse, pour adapter le développement de l'architecture aux variations de l'environnement. On garde toutes les hypothèses sur le fonctionnement sources-puits ; seul change le mode de calcul des paramètres du fonctionnement des méristèmes qui ne dépendent plus de fonctions indexées sur l'âge chronologique qui imposaient une trajectoire rigide à la demande. L'idée directrice est de faire dépendre, compte tenu des observations sur la croissance et l'architecture des plantes (chapitres 2, 3, 5, 12, 13), le fonctionnement des méristèmes du rapport *Q/D*. Par ailleurs, l'évolution de sa valeur, en forme de sigmoïde, pendant la croissance de la plante, est complètement corrélée avec l'évolution constatée des stades phénologiques successifs pendant le développement de l'architecture.

On observe par ailleurs que le volume des méristèmes et des organes modifient le développement des axes. Par exemple, le volume des bourgeons a un impact significatif sur le développement des futures pousses (Sabatier, Barthélémy, 2001) et la dimension des unités de croissance qui contrôle l'apparition des axes latéraux (Nicolini, Chanson, 1999). Or ces volumes sont contrôlés, au moins en partie, par les ressources carbonées et le niveau de compétition trophique dans la plante : le rapport offre sur demande semble donc jouer un rôle primordial et son évolution au cours de la croissance de l'arbre est fortement corrélée avec l'évolution de la morphologie des UC.

L'effet de base se manifeste par l'apparition progressive des branches secondaires sur la tige. Celles-ci sont de plus en plus vigoureuses jusqu'à la formation de réitérations. La durée de vie des branches augmente progressivement le long du tronc à partir de la base. Les unités de croissance sont de taille minimale au début et s'allongent progressivement. Ces observations vont dans le même sens que l'évolution de la valeur du rapport *Q/D* (dont la valeur croît) dans la phase de croissance juvénile.

Au bout d'un certain temps la croissance se stabilise, essentiellement sous l'effet de la surface de production *Sp* qui atteint une limite *Sd* de surface disponible pour la plante imposée par la densité, ce qui a pour conséquence

de limiter la production *Q*. Corrélativement, le taux de ramification, la taille des UC et la durée de vie des branches se stabilisent également, et il se forme un houppier approximativement invariant dans ses dimensions, ce qui a pour effet de stabiliser également la demande. Ceci va de pair avec la stabilisation du rapport *Q/D* une fois atteinte la partie linéaire de la croissance sigmoïdale.

Enfin se produit la sénescence, dont la forme complexe n'est pas abordée ici, mais où on constate la décroissance du rapport *Q/D* qui donne un aspect fractal aux cimes des vieux arbres.

Il faut se replacer dans les différents types de fonctionnement rencontrés dans les chapitres précédents pour adapter le type de rétroaction croissance développement :

– les plantes à développement déterministe continu ou rythmique ;
– les plantes à développement stochastique continu ou rythmique.

Le but de ce chapitre est de proposer une formulation des paramètres du fonctionnement des méristèmes, sous la dépendance du ratio de l'offre sur la demande (*Q/D*) qui permet de retrouver la plasticité de l'architecture dépendante de l'environnement.

## ⏩ Modélisation du développement déterministe en rétroaction avec la croissance

Il est entendu que le fonctionnement déterministe est exceptionnel et ne concerne avant tout que des herbacées monocaules (maïs, tournesol,…). Il constitue néanmoins une première approche théorique qui permet de se faire une idée du comportement d'un modèle avec rétroaction croissance-développement. De même que le chapitre 6 montre que les résultats obtenus sur le cas déterministe au chapitre 5 se généralisent *mutatis mutandis* au cas stochastique, la rétroaction entre la croissance et le développement a été abordée, dans un premier temps sous une forme déterministe, sur des arbres synchrones dont l'architecture est simple (modèle architectural de Rauh d'après Francis Hallé). Dans ce paragraphe, l'unité de croissance est considérée comme préformée et construite en un seul cycle : le pas de

temps est annuel. L'automate botanique fabrique des UC avec une acrotonie selon les règles définies au chapitre 3. Les logiciels Digiplante et QingYuan qui produisent des plantes selon ce principe ont permis d'étudier le comportement du modèle. Les principaux résultats ont été publiés par Mathieu et ses collègues (2004, 2007, 2008, 2009, 2012).

## Hypothèses pour une modélisation simplifiée de la rétroaction croissance développement

On spécifie les contraintes suivantes :

– le temps de fabrication des UC correspond à un cycle de développement. Tous les phytomères sont fabriqués en même temps. Leur nombre dépend de *Q/D* au moment de l'initiation de l'UC. Ce nombre est borné par une limite supérieure et une limite inférieure ;
– le taux de ramification dépend de *Q/D* ;
– la dimension limite d'une branche en nombre d'UC dépend de *Q/D* lors de la création de son méristème axillaire édificateur.

On choisit une formulation simple pour les paramètres du fonctionnement des méristèmes de la forme :

$f(Q/D) = A + B \cdot Q/D$ (1)

Cette formulation correspond à un développement limité à l'ordre un d'une fonction inconnue dépendant de *Q/D* en ne considérant que l'aspect linéaire, les autres termes (quadratique, cubique,…) étant considérés comme négligeables. Comme *Q/D* ne prend que des valeurs positives ou nulles, la fonction *f* possède une valeur minimale, $f_{min} = A$. On impose une valeur maximale $f_{max}$ telle que si : $f(Q/D) > f_{max}$, alors on fixe $f(Q/D) = f_{max}$. Par exemple, le nombre de phytomères *nup* d'une UC s'écrit $nup(Q/D) = nua + nub \cdot Q/D$. On modifie aussi la ramification des UC selon la méthode du chapitre 3 en tronquant l'UC maximale à partir du sommet.

De même, on définit le nombre limite *nax* de phytomères ou d'UC d'une branche calculé à leur création par : $nax(Q/D) = na + nb \cdot Q/D$, ce qui simule la durée de fonctionnement du méristème apical avant son l'avortement ou sa transformation en inflorescence terminale.

La ramification est déclenchée si le taux de ramification dépasse une valeur seuil.

Dans cette formulation, le contrôle du fonctionnement des méristèmes est indirect et on n'a pas accès au détail de la mise en place des phytomères cycle par cycle. Les UC sont formées en un seul bloc et la taille limite des branches est conditionnée à leur naissance. Tous les méristèmes axillaires de même type sont synchronisés. Néanmoins malgré ces restrictions, on peut tester les interactions croissance-développement dans des simulations que nous estimons réalistes. Les logiciels Digiplante et QingYuan fonctionnent de cette façon et ils ont produit des simulations tout à fait intéressantes qui reflètent bien nos connaissances empiriques sur la plasticité de l'architecture des arbres dans un environnement variable.

## Exemple de simulation de l'interaction croissance-développement pendant la croissance

On choisit un arbre ramifiant à l'ordre 2. Les paramètres sources-puits des organes sont les mêmes sur le tronc et les branches. L'automate botanique produit au maximum 4 phytomères/UC, chaque phytomère du tronc peut porter une ramification avec un maximum de cinq unités de croissance et l'apparition de la ramification ne se produit que si le taux de ramification calculé dépasse une valeur seuil.

La figure 9.1 montre les phases progressives de l'établissement de l'architecture d'un arbre, avec un régime transitoire (effet de base dans la période juvénile) et un régime stationnaire dans l'âge adulte. Ces différents régimes reproduisent bien les stades phénologiques de l'architecture pendant la croissance et dépendent de $Q/D$ selon des équations de type 1. Il est possible d'obtenir les mêmes effets avec le modèle standard déterministe en affectant des fonctions stress indexées sur l'âge chronologique qui forcent les paramètres du développement à prendre les valeurs numériques correspondant aux observations ; mais ces effets sont alors imposés.

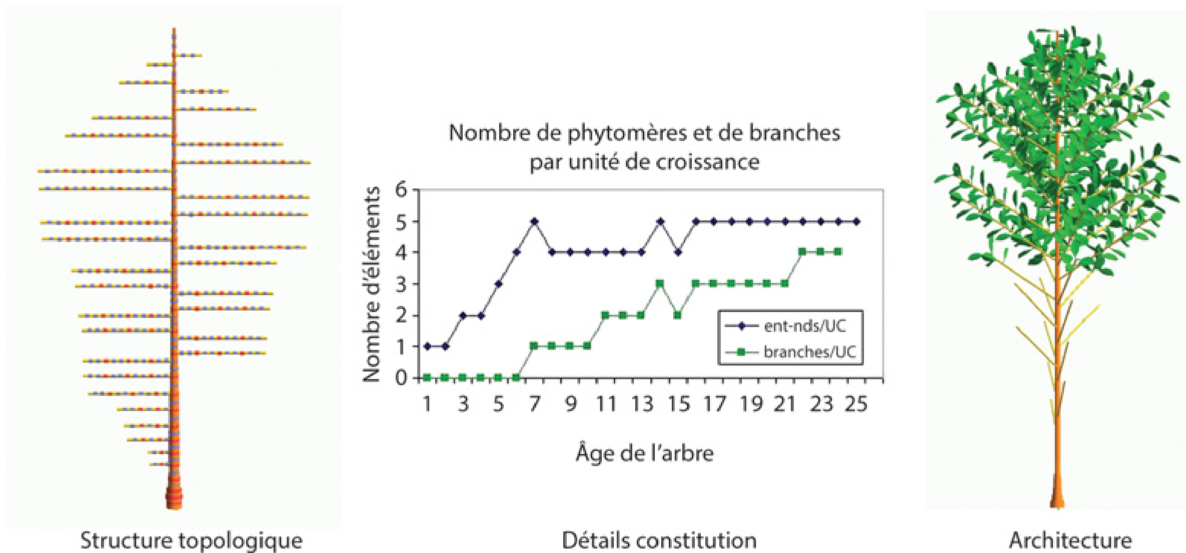



**Figure 9.1.** Interactions croissance-développement dans l'architecture.

Les premières UC du tronc ont un nombre minimum de phytomères (ici 1), le taux de ramification est en dessous du seuil. Puis les UC s'allongent, la ramification se déclenche, et la taille des branches augmente jusqu'à une limite. Le développement est alors stabilisé (d'après A. Mathieu, logiciel Digiplante).

## Apparition des réitérations

On pose que les réitérations apparaissent si, dans le cas de la croissance continue, le seuil de ramification est dépassé ou si, dans le cas de la croissance rythmique, les phytomères en position distale dans l'UC et pouvant porter des réitérations sont créés à partir d'une certaine valeur seuil du rapport *Q/D*. L'apparition des réitérations augmente la demande et fait chuter le rapport *Q/D* au-dessous du seuil qui déclenche les réitérations. Celles-ci ne pourront apparaître à nouveau qu'après un certain nombre de cycles, une fois que *Q/D* dépasse à nouveau le seuil. Cette alternance de phases dans lesquelles *Q/D* prend successivement des valeurs supérieures puis inférieures au seuil de déclenchement des réitérations donne des vagues successives de réitérations, qui se produisent effectivement dans la réalité (figure 9.2).

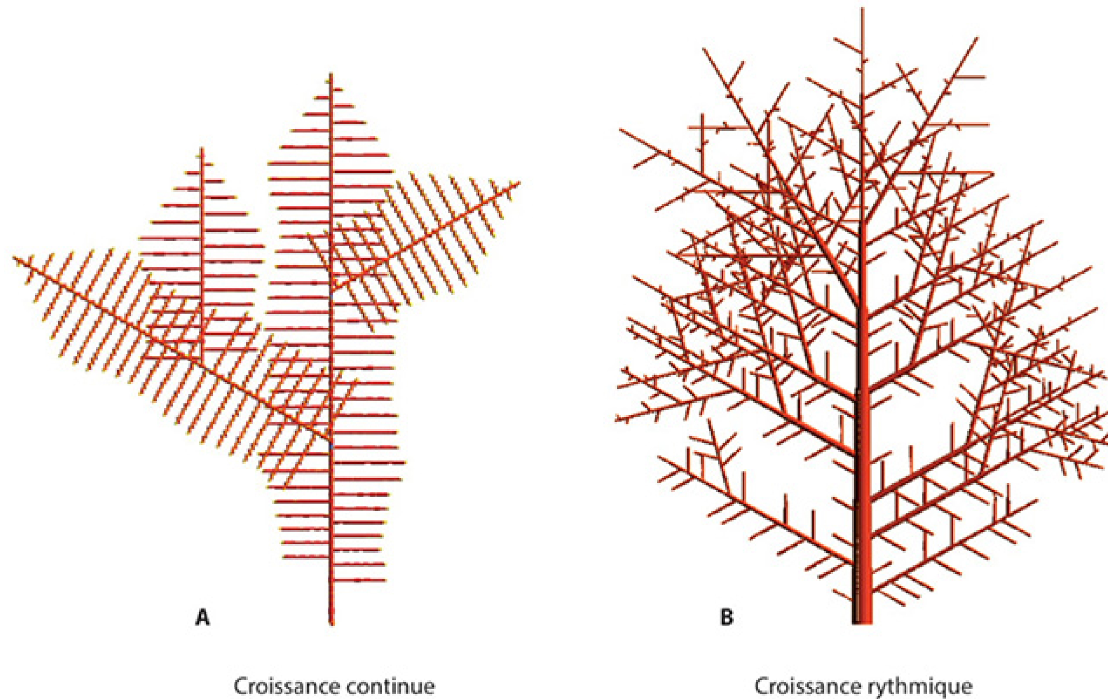



**Figure 9.2.** Déclenchement des réitérations.

**a** : cas de la croissance continue avec 2 âges physiologiques. On observe après un effet de base l'apparition des branches puis deux vagues de réitérations synchrones. La taille des branches diminue après celles-ci, car Q/D diminue. Il faut un certain temps pour que la deuxième vague apparaisse, signe que le taux de ramification a de nouveau dépassé le seuil. **b** : cas de la croissance rythmique. L'arbre a trois âges physiologiques et réitère sur les deux premiers. L'unité de croissance s'allonge pendant la croissance sous l'effet de l'augmentation de Q/D et finit par créer, selon la règle de l'acrotonie, les phytomères qui portent des réitérations (logiciel Digiplante).

## Évolution de la ramification dans la croissance des systèmes sympodiaux

Le nombre d'axes produits par des systèmes sympodiaux est par nature exponentiel, ce qui entraine la nature également exponentielle de la demande. Mais la croissance est limitée par la surface de production. Sans rétroaction entre la croissance et le développement, le rapport *Q/D* décroît en fonction de l'augmentation de l'âge chronologique. L'arbre prend alors un pur aspect fractal. Dans la réalité, pour lutter contre une trop forte diminution de la dimension des phytomères, l'arbre abaisse son taux de ramification. Ceci se fait automatiquement par la baisse de *Q/D* qui fait

passer le taux de ramification sous le seuil de déclenchement (figure 9.3). En régime permanent, la demande est stabilisée et les unités de croissance ne produisent plus qu'un seul relai terminal, ce qui donne naissance à des axes sympodes en nombre constant.




**Figure 9.3.** Diminution du taux de ramification au cours de l'évolution d'un système sympodial.

**a** : taux fixe de ramification (3 axes relais par UC). La croissance limitée entraine un comportement fractal. **b** : le taux de ramification dépend de Q/D. On passe progressivement de 3 axes relais à 2 axes relais, puis à un seul relai par UC (logiciel Digiplante ECP).

## Influence de la densité sur la rétroaction croissance-développement

La figure 9.4 montre l'effet de la densité sur le développement. Celle-ci est simulée par la surface disponible *Sd* par arbre compte tenu des plus proches voisins. Cette surface limite la production *Q* par arbre. Une forte densité diminue *Q*, et donc *Q/D*, ce qui par rétroaction diminue l'intensité de ramification et raccourcit la durée de vie des branches. Il se forme des houppiers courts et haut perchés. L'effet de l'élagage fait que les branches ne peuvent guère pénétrer dans les houppiers voisins. Cette approche de modélisation est plus efficace en simulation (mémoire et rapidité) que les simulateurs qui prennent le parti d'identifier les branches à élaguer selon les

contacts entre arbres voisins (chapitre 15). Avec une faible densité, la croissance est exponentielle et elle n'est pas limitée. Les fortes valeurs de *Q/D* permettent alors aux réitérations d'apparaître. À noter que l'effet de la densité a une faible influence sur la hauteur de l'arbre. En effet, si *Q/D* diminue, l'élagage augmente ce qui par rétroaction diminue *D* sans toucher à *Q*. Par de telles simulations, on régénère la loi d'Eichorn qui énonce que, dans un peuplement, la hauteur de l'arbre dominant est peu dépendante de la densité et la hauteur du tronc reste stable.




**Figure 9.4.** Influence de la densité sur le développement du houppier.

L'arbre simulé est un modèle architectural de Rauh dont l'acrotonie des UC varie en fonction de *Q/D*. Les réitérations ne peuvent se produire que si la surface disponible *Sd* au sol et par arbre est suffisante. Inversement, une surface *Sd* petite donne des houppiers étroits fortement élagués. La hauteur de l'arbre est peu sensible au paramètre *Sd* (logiciel Digiplante ECP).

## Influence de la lumière

La figure 9.5 montre comment on peut prendre en compte l'effet de la lumière sur la rétroaction croissance-développement et illustrer la grande

plasticité architecturale qui peut être engendrée par ce paramètre environnemental noté *E* dans le modèle GreenLab. La biomasse *Q* synthétisée est proportionnelle à *E*. Son augmentation accroît donc la valeur du rapport *Q/D* ce qui a un effet direct sur l'intensité du développement. En cas de faible lumière (ce qui correspond à un couvert forestier), *Q/D* est faible, l'arbre végète, fait des UC courtes de quelques entrenœuds et ramifie peu ou pas. Au contraire, l'arbre disposant de bonnes conditions environnementales a un développement accéléré et ramifie, voire réitère abondamment. On peut ainsi simuler un hêtre sous couvert forestier dense qui mesurera 15 cm à 15 ans et 15 m s'il est isolé et bien éclairé. Les UC ont respectivement 2 ou 12 entrenœuds qui mesurent 0,5 cm ou 10 cm.




**Figure 9.5.** Plasticité de l'architecture d'un arbre sous l'effet de la lumière.

Les trois arbres sont identiques pour leurs paramètres de fonctionnement et ont le même âge (15 ans), mais poussent dans des conditions différentes de lumière (facteur *E* dans GreenLab). La densité ici n'est pas limitante (logiciel Digiplante ECP).

## ⏵⏵ Modélisation du développement stochastique en rétroaction avec la croissance

Le modèle stochastique standard est le modèle développé au chapitre 6, dans lequel les probabilités sont soit constantes, soit dépendantes de fonctions indexées sur l'âge chronologique en cycles de développement. Dans ce cas, la demande ne dépend pas de l'offre en biomasse. Les paramètres de l'activité des méristèmes (processus de Bernoulli, viabilité, taux de ramification) doivent être identifiés dans un premier temps (chapitre 11) à partir des mesures afin de calculer l'évolution de la demande qui à son tour permet de calculer celle de l'offre. Dans le modèle stochastique avec rétroaction, l'activité des méristèmes dépend du rapport *Q/D* et change donc à chaque cycle. Contrairement au modèle du paragraphe précédent, qui est déterministe, le modèle stochastique avec rétroaction permet de modifier pas à pas le fonctionnement des méristèmes. Cependant, son lien avec le modèle stochastique standard est fort, ce qui permet de comprendre son comportement et d'identifier les paramètres du modèle sur les mesures. Le modèle repose sur l'existence d'une structure potentielle (chapitre 3) qui contient toutes les possibilités du développement, et qui n'est que partiellement réalisée au cours d'une simulation stochastique en fonction de l'activité des méristèmes selon les valeurs prises par *Q/D*.

## Cas de la croissance continue

### Développement stochastique avec rétroaction sur la croissance

Le processus de Bernoulli utilisé dans le modèle GreenLab fait qu'un méristème peut produire à chaque cycle $t$ un phytomère avec une probabilité $b_t$ ou être en pause avec une probabilité $1 - b_t$. Cette variable est le plus souvent stable mais peut varier au cours de la vie de la plante, notamment lors du vieillissement du méristème (chapitre 2, caféier). Dans un premier temps, on ne tient pas compte de la mortalité et il n'y a pas d'échec à la ramification. La part stochastique est donc concentrée uniquement sur le processus de Bernoulli. On pose que $b_t$ dépend linéairement du rapport *Q/D* quand celui-ci est faible et tend vers un maximum quand celui-ci est élevé. Ceci nous amène à choisir empiriquement une fonction homographique mono paramétrique :

$$b_t = \frac{K_b \cdot (Q(t-1)/D(t))}{1+K_b \cdot (Q(t-1)/D(t))} \text{ (2)}$$

que l'on note implicitement : $b_{(Q/D)} = \frac{K_b \cdot (Q/D)}{1+K_b \cdot (Q/D)}$.

Le paramètre $K_b$ est une constante. Une autre fonction candidate pourrait être : $b_{(Q/D)} = 1 - exp(-K_b \cdot (Q/D))$, ou toute autre fonction donnant le même type de forme de courbe.

Nous supposons connue par récurrence, à partir de la graine, la demande des organes au cycle $t-1$.

### Cas d'une plante monocaule

Dans le cas d'une plante monocaule, compte tenu de l'offre $Q(t-1)$ qui est connue et de la formulation du fonctionnement des méristèmes, la demande actualisée au CD $t$ de la plante peut s'écrire (sachant que le phytomère comprend un entrenœud et une feuille et que ceux-ci partagent la même fonction puits dans cet exemple) :

$$D(t) = 2P \cdot \frac{K_b \cdot Q(t-1)/D(t)}{1+K_b \cdot Q(t-1)/D(t)} + D_R(t-1) \text{ (3)}$$

$P$ est le puits constant d'un organe, le même ici pour la feuille ou l'entrenœud. Avec une feuille par phytomère, le puits du phytomère est $2P$ pendant sa durée d'expansion. $D_R\,(t-1)$ est la demande résiduelle connue des organes de l'axe à l'âge $t-1$ après élimination des organes qui ont dépassé leur durée d'expansion, et encore puits (consommateur de biomasse) à l'âge $t$.

Dans cette équation du second degré, l'inconnue est $D(t)$ qui figure de part et d'autre de l'égalité. Sa résolution donne la valeur de $D(t)$ et le modèle GreenLab peut donc fonctionner par récurrence. Cette équation n'a qu'une seule racine positive qui est celle qui convient.

### Cas des structures ramifiées

On généralise aux structures ramifiées l'équation 3 pour tous les types d'organes $o$ et tous les âges physiologiques $\varphi$. À l'âge $t$, on sait calculer la demande résiduelle $D_R\,(t-1)$ des phytomères de la structure à l'âge $t-1$,

qui sont encore des puits. On se place ici dans le mode liste défini au chapitre 4 et qui utilise l’exploration de la structure topologique simulée.

Dans la version stochastique standard du modèle GreenLab, toutes les probabilités d’existence des phytomères dans la structure potentielle sont pré-calculées (chapitre 3) et la demande de la plante se déduit des sommes des probabilités d’existence des phytomères multipliées par les puits respectifs de leurs organes selon la formule suivante (chapitre 6) :

$$D\left(t\right)=\sum_{o,\varphi}\left(\sum_{i=1}^{t}N_{o}^{\varphi}\left(t-i+1\right)\cdot P_{o}^{\varphi}\left(i\right)\right) \quad (4)$$

Où $o$ est le type d’organe, $N_o{}^{\varphi}(t)$ est le nombre de nouveaux phytomères d’âge physiologique $\varphi$ de la nouvelle cohorte dans la structure potentielle compte tenu du fonctionnement stochastique, $P_o{}^{\varphi}(i)$ est le puits de l’organe du phytomère. À l’âge $t$ l’offre $Q(t-1)$ est connue, l’inconnue est $D(t)$. Dans cette formule les nombres de phytomères résultent du fonctionnement de l’automate botanique avec ses probabilités, indépendamment de l’offre en biomasse disponible.

Mais dans le modèle avec rétroaction on ne peut calculer la demande de cette manière à l’aide d’une formule. Ce qui est connu, c’est la structure topologique de la structure potentielle. Il faut la parcourir pas à pas à chaque cycle de développement pour connaître avec quelle probabilité un phytomère se met en place ou non en fonction de $Q/D$.

À chaque passage d’un cycle $t-1$ à un cycle $t$, on effectue les actions suivantes :

– éliminer les organes dont l’âge a dépassé leur durée d’expansion ;

– calculer la demande résiduelle $D_R\,(t-1)$ des organes de la structure à l’âge $t-1$, qui restent toujours actifs en tant que puits au cycle $t$ ;

– ajouter la demande des nouveaux organes possibles en nombre $N_o(t)$ dans la nouvelle cohorte mise en place par les méristèmes.

Pour simplifier, supposons dans un premier temps que tous les organes aient un puits constant $P$ et qu’il n’y ait qu’un seul âge physiologique. Chaque phytomère en expansion a un puits égal à $2P$ (un entrenœud et une feuille).

Lors de la création d'un nouveau phytomère, il y a lieu de considérer s'il est issu d'un bourgeon apical qui prolonge l'axe ou bien s'il est issu d'un méristème axillaire qui engendre une ramification. L'équation de la demande s'écrit :

$$D(t) = \sum_{s=1,N_o(t)} \left(\Omega(s) \cdot \Theta(s) \cdot 2P\right) + D_R(t-1) \quad (5)$$

$\Omega(s)$ représente la probabilité d'existence du phytomère de l'axe porteur du phytomère fils et $\Theta(s)$ la probabilité de créer le nouveau phytomère donnée par l'équation (2), $N_o(t)$ est le nombre de phytomères produits par la structure au cycle $t$ et numérotés dans la liste associée.

Cette équation dont l'inconnue est $D(t)$ au temps $t$ se résout numériquement à chaque cycle de développement. La valeur $Q(t-1)$ étant connue, on en déduit la valeur du paramètre $b_{(Q/D)}$ par l'équation 2. Ceci permet en retour de calculer la production de phytomères de la dernière cohorte créée.

Pour le calcul théorique de la demande, on stockera dans chaque entité botanique d'une nouvelle cohorte de la structure potentielle, la probabilité d'existence du phytomère comme pour le modèle standard (chapitre 6). La somme des probabilités des entités botaniques associées aux puits donne la demande potentielle.

Pour la simulation stochastique, le nombre de nouveaux organes simulés dans la nouvelle cohorte à l'âge $t$ sera un tirage de la loi binomiale $B(N_o(t), b_{(Q/D)})$. Pour chaque entité botanique de la nouvelle cohorte, la valeur $b_{(Q/D)}$ est comparée à un nombre aléatoire noté *rand* (*rand* est compris entre 0 et 1). Si $b_{(Q/D)} < rand$, le méristème créera un phytomère, autrement il fait une pause.

On sait donc calculer la demande d'une plante simulée ou calculée.

## Effet de la taille des branches sur la rétroaction croissance-développement

### Étude du modèle stochastique avec rétroaction en croissance libre

Les paramètres de la simulation de plantes sont définis de façon à se trouver en croissance libre. Dans la version stochastique standard du modèle

GreenLab, on a vu (chapitre 6) que le paramètre *b* du processus de Bernoulli est sans effet sur les conditions d'obtention d'un équilibre de la production. Dans ces conditions, on admet ici par extension que cela reste vrai si *b* dépend de *Q/D* ce qui se vérifie au cours d'une simulation.

On fixe par ailleurs le temps de fonctionnement des organes, supposé identique à leur temps d'expansion à $t_a = 10$ CD. On fixe encore la valeur des puits à une constante ($P = 1$). La résistance est fixée à $r = 55$, l'épaisseur de la feuille à $\varepsilon = 0{,}05$. L'efficience de l'environnement *E* est normalisée à $E = 1$. Enfin *Sp* est très grand (croissance libre). On fixe la valeur $K_b = 500$. Ces paramètres vérifient la condition de croissance à l'équilibre des chapitres 5 et 6 :

$$\frac{(t_a+1)}{2} \cdot \frac{E}{A} = 1$$

que l'on écrira aussi, alternativement : $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$.

Le but est ici de comparer la croissance de deux plantes computationnelles, l'une monocaule et l'autre ramifiée, qui partagent les mêmes paramètres fonctionnels définis au paragraphe précèdent. La durée de vie des branches est fixée à 20 CD. On considère que le modèle monocaule créé est le résultat du modèle ramifié taillé par l'ablation des méristèmes axillaires à leur création.

Les observations faites sur la taille des arbustes montrent que celle-ci non seulement modifie l'expansion des organes, mais en outre régularise le développement (chapitre 5). Ainsi des cotonniers dont les méristèmes axillaires sont supprimés pour les rendre monocaules ont un développement très régulier. Les tiges produisent sur une même période annuelle quasiment toujours le même nombre de phytomères (35 à 37). Au contraire, si on laisse les branches se développer, les tiges vont avoir un développement irrégulier et le nombre de phytomères produits sur cette période (entre 16 et 25) suivra une loi binomiale (chapitre 2). La tige d'un cotonnier taillé produit environ 30 % de phytomères de plus que la moyenne du nombre produit sur la tige par un cotonnier ramifié.

Le résultat de la taille est donc, d'une part, un gigantisme des séries organiques de la tige (qui double sa hauteur chez le cotonnier) mais aussi, d'autre part, une régularité de l'émission des nouveaux phytomères par le

méristème. Une explication plausible est que l'ablation des méristèmes axillaires diminue la demande ce qui augmente l'expansion des organes par diminution de la compétition trophique (chapitre 5) mais aussi augmente corrélativement la valeur du paramètre *b* de Bernoulli.

Ici il s'agit de tester l'aptitude du modèle GreenLab à simuler correctement ce phénomène de taille. L'ablation des méristèmes axillaires doit déclencher un double effet comme on l'observe en réalité : la diminution des pauses du méristème terminal et le gigantisme des séries organiques de la tige unique.

Sur notre exemple, la valeur numérique prise par $b_t$ au cycle $t$ en fonction de $Q/D$ s'écrit : $b_t = \frac{500 \cdot (Q(t-1)/D(t))}{1+500 \cdot (Q(t-1)/D(t))}$.

On procède à 20 simulations stochastiques à l'âge 20 CD, et on calcule les valeurs moyennes de $b_t$ par CD (les branches n'ont pas atteint leur taille limite à 20 CD).

Pour la plante ramifiée, les valeurs de *b* pendant la croissance sur 40 CD sont $b_t$ = 1,00, 0,94, 0,90, 0,89, 0,85, 0,83, 0,82, 0,81, 0,80, 0,80, 0,80, 0,77, 0,76, 0,75, 0,75, 0,75,… 0,75, 0,75, 0,75, 0,75.

Pour la plante taillée, les valeurs de *b* sont $b_t$ = 1,00, 0,95, 0,94, 0,94, 0,93, 0,93, 0,93, 0,94, 0,94, 0,95, 0,95, 0,94, 0,94, 0,94, 0,94, 0,94,… 0,94, 0,94, 0,93, 0,94.

On constate que le paramètre $b_t$ décroît pour se stabiliser rapidement dans les deux cas (figure 9.6). Dans le cas de la plante monocaule, sa valeur se stabilise à 0,94 alors que dans le cas de la plante ramifiée, sa valeur se stabilise à 0,74. La suppression des méristèmes axillaires a eu pour effet d'augmenter fortement le paramètre de Bernoulli (au point que le développement devient quasi déterministe) et d'augmenter aussi la dimension des organes. Le comportement stochastique prononcé du cotonnier ramifié pourrait être dû à une baisse de l'offre en biomasse disponible par méristème individuel (*Q/D*).

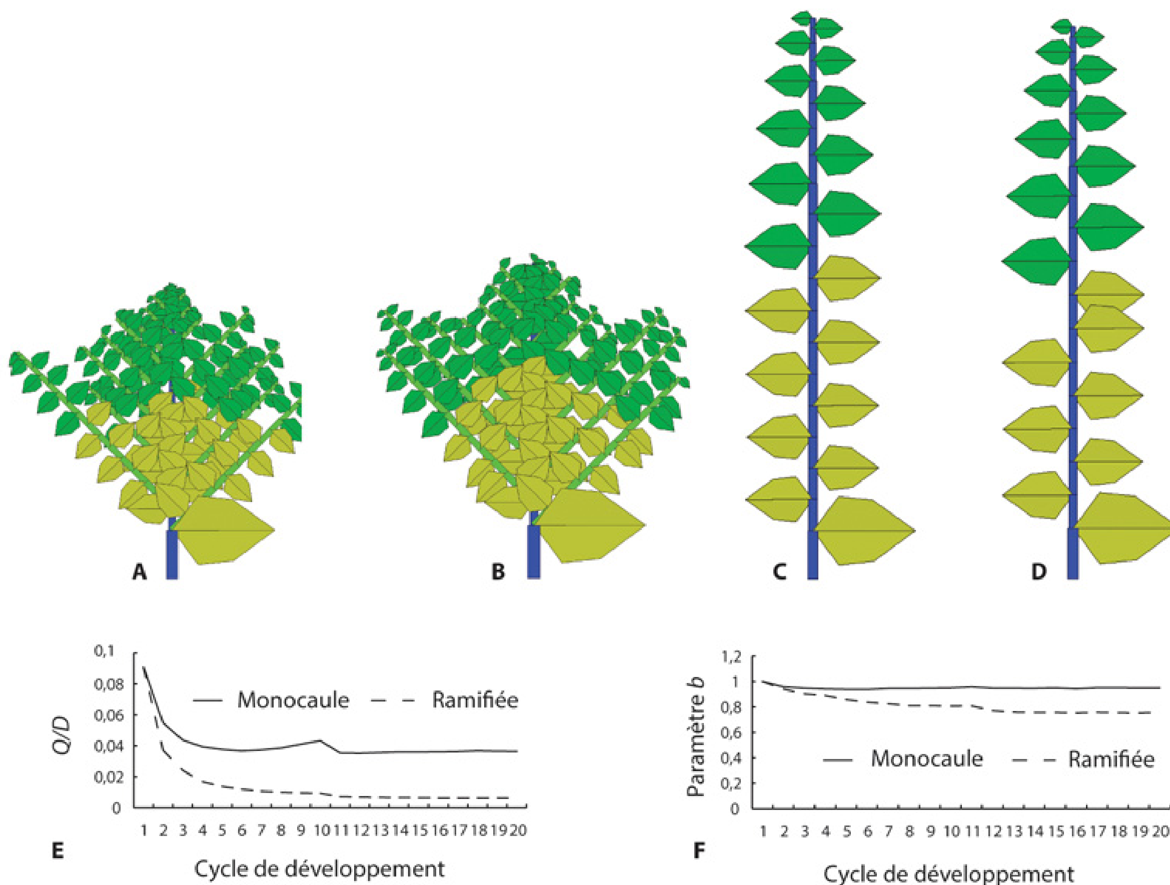



**Figure 9.6.** Rétroaction croissance-développement en croissance libre.

Deux simulations stochastiques, tirées d'une population de 20 plantes simulées, de la croissance sur 20 CD d'une plante respectivement ramifiée (**a** et **b**) et taillée en monocaule (**c** et **d**). On constate que les pauses sont quasi absentes sur les plantes taillées : pas de pauses sur la simulation C et une pause sur la simulation D. **e** : évolution de la moyenne du rapport *Q/D* pendant la croissance des plantes ramifiées et taillées. Celui-ci se stabilise car : $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$. On constate que ce rapport est dix fois plus faible pour la plante ramifiée. **f** : évolution de la moyenne du paramètre *b* de Bernoulli pendant la croissance des plantes ramifiées et taillées, qui se stabilise. Il est voisin de 1 pour les plantes taillées.

### Étude du modèle stochastique avec rétroaction en croissance limitée

On décide de limiter la croissance avec la densité (en réduisant *Sp*). On choisit les paramètres de la simulation avec $r = 30$, $Sp = 1000$, $Q0 = 1$, $\varepsilon = 0{,}05$, $t_x = 10$. $K_b = 50$. La durée de vie des branches est de 10 CD, ce qui finit par stabiliser le développement. Le rapport *Q/D* dépend de la

valeur *Q*0 en début de croissance. Il décroît tout d'abord puis augmente avec l'augmentation du nombre de feuilles fonctionnelles car l'effet de *Sp* est encore petit. Il finit par se stabiliser avec la production qui tend vers une limite à cause de *Sp*. Le paramètre de Bernoulli décroît, passe par un minimum, puis croît jusqu'à se stabiliser sous l'influence de *Q/D* qui tend vers une limite. On observe encore que le rapport *Q/D* est plus faible sur la plante ramifiée que sur la plante taillée ce qui induit un paramètre de Bernoulli *b* plus faible.

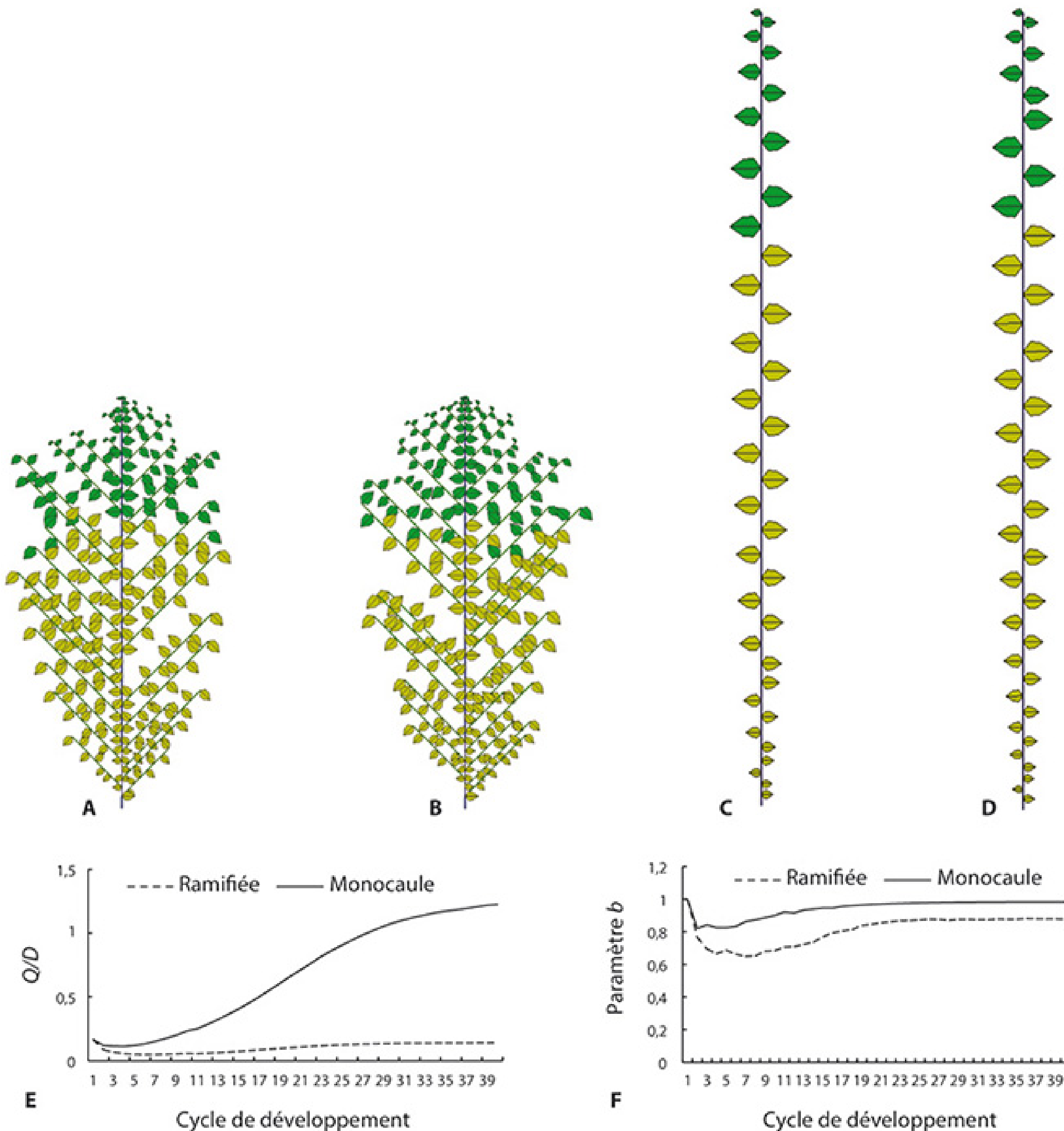


**Figure 9.7.** Rétroaction croissance développement en croissance limitée.

Deux simulations stochastiques, parmi 40 plantes simulées, de la croissance sur 40 CD d'une plante respectivement ramifiée (**a** et **b**) et taillée en monocaule (**c** et **d**). On constate que les pauses sont quasi absentes sur les plantes taillées. **e** : évolution de la moyenne du rapport *Q/D* pendant la croissance des plantes ramifiées et taillées. **f** : évolution de la moyenne du paramètre de Bernoulli pendant la croissance des plantes ramifiées et taillées. Il est voisin de 1 pour les plantes taillées.

Sur ces exemples, pour la plante ramifiée, les valeurs de $b$ pendant la croissance sur 40 CD sont : $b_t$ = 1, 0,76, 0,69, 0,66, 0,68, 0,66, 0,64, 0,65, 0,68, 0,70, 0,72, 0,73, 0,77, 0,79, 0,81, 0,83, … 0,84, 0,85, 0,86, 0,86, 0,86, 0,87, 0,87, 0,87,…

Et, pour la plante taillée, les valeurs de $b$ sont :

$b_t$ = 1, 0,82, 0,84, 0,82, 0,82, 0,83, 0,86, 0,87, 0,88, 0,89, 0,92, 0,91, 0,93, 0,93, 0,94, 0,94, … 0,94, 0,95, 0,96, 0,96, 0,96, 0,97, 0,97, 0,97,…

On obtient le même type de résultat que pour la croissance libre. La plante taillée a un développement quasi déterministe et de gros organes, alors que la plante ramifiée a un développement stochastique avec de petits organes (figure 9.7).

## Modélisation stochastique de la mortalité des axes

On ne considère maintenant que la mortalité des méristèmes axillaires (on fixe à 1 le paramètre $b$ de Bernoulli et le taux de ramification. On suppose de plus dans cet exemple que la mortalité des méristèmes ne touche que les axes secondaires et non la tige. La durée de vie des axes en mode déterministe du modèle GreenLab est un paramètre qui force l'avortement des méristèmes au bout d'un nombre fixe de cycles. En mode stochastique standard (chapitre 6), on compare à chaque cycle la valeur de la viabilité $c_t$, affectée au méristème au CD$t$, à un nombre aléatoire compris entre 0 et 1. Si celui-ci est plus petit, le méristème survit ; sinon il avorte. Si la viabilité $c$ est constante, le nombre limite moyen de cycles atteint à l'avortement vaut : $X = \frac{c}{1-c}$. La distribution des CD à l'arrêt suit une loi géométrique. Lorsque la viabilité varie, ce nombre devient : $X = c1 + c1c2 + c1c2c3 + \ldots + c1c2c3\ldots cn + \ldots$

À l'instar du modèle de développement des axes avec le paramètre *b*, nous affecterons ici une viabilité *c* dépendant de *Q/D* et notée :

$$c_t = c_{(Q/D)} = \frac{K_c \cdot (Q/D)}{1 + K_c \cdot (Q/D)} \text{ (6)}$$

L'équation de la demande s'écrit :

$$D(t) = \sum_{s=1,N_o(t)} (\Omega(s) \cdot \Theta(s) \cdot 2P) + D_R(t-1)$$

$\Omega(s)$ représente la probabilité d'existence du phytomère de l'axe porteur du phytomère fils, avec :

$\Theta(s) = \frac{K_c \cdot Q(t-1)/D(t)}{1 + K_c \cdot Q(t-1)/D(t)}$ qu'il s'agisse d'un phytomère en prolongement d'un axe ou d'une ramification naissante.

On étudie le comportement du modèle en croissance libre et en croissance limitée.

### Étude de la croissance libre

On choisit des paramètres qui assurent une croissance libre à l'équilibre : $r = 55$, *Sp* très grand, $t_x = t_a = 10$, $\varepsilon = 0{,}05$, les puits $P = 1$, $K_c = 1000$. L'effet de la croissance libre avec rétroaction sur le développement est montré (figure 9.8). On observe un comportement de même type que celui du modèle stochastique standard. Il se forme un houppier stabilisé du fait que la demande tend vers une valeur moyenne constante par suite de la mortalité des axes.

On constate que l'offre et la demande tendent vers un équilibre et que *Q/D* décroît à partir de la germination. Il n'y a pas d'effet de base en croissance libre à l'équilibre. La condition d'équilibre $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$, valable pour les cas déterministe et stochastique standard, s'applique aussi pour le cas stochastique avec rétroaction.

L'offre et la demande moyenne atteignent un équilibre avec une mortalité dépendante de *Q/D*.

Mais cette formulation de la viabilité des méristèmes ne dépend que de *Q/D*. Il semble judicieux de rajouter une information concernant les âges chronologique et physiologique des méristèmes. Si le méristème terminal

d'une tige est normalement sans avortement, ceux des branches visiblement vieillissent progressivement et finissent par avorter. Ce phénomène semble indépendant du statut de l'arbre en fonction de son état trophique.

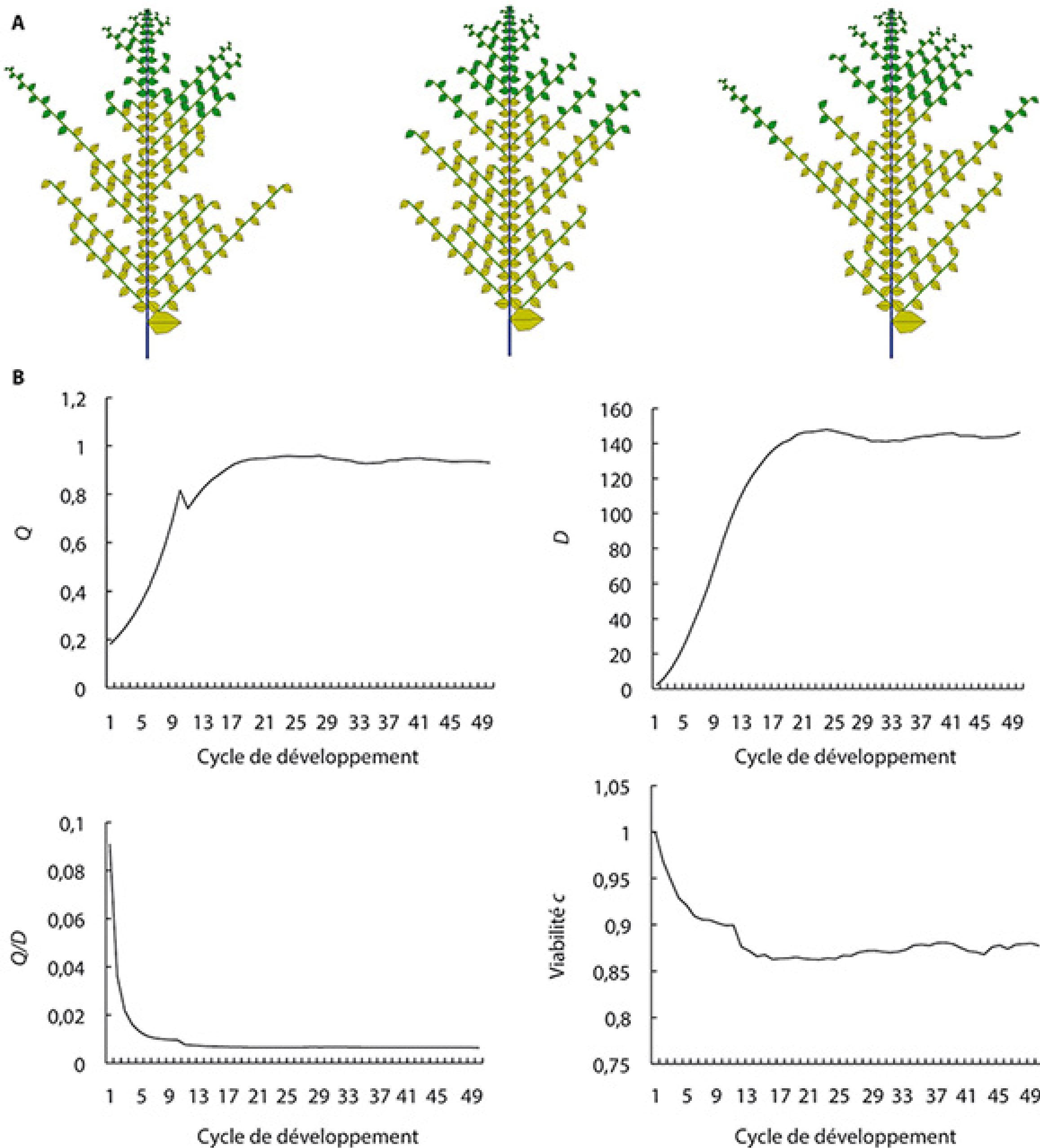



**Figure 9.8.** Croissance libre de la plante ramifiée avec $K_c = 1000$.

**a** : trois simulations stochastiques parmi 30 structures simulées. **b** : l'offre et la demande moyennes se stabilisent à cause de la mortalité des branches, dont la viabilité tend vers une valeur constante. La condition $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$ de la croissance libre à l'équilibre

est donc toujours valide. La stabilisation de *Q/D* implique que les méristèmes des branches tendent vers une viabilité constante et donc que ces dernières tendent vers une même durée de vie moyenne.

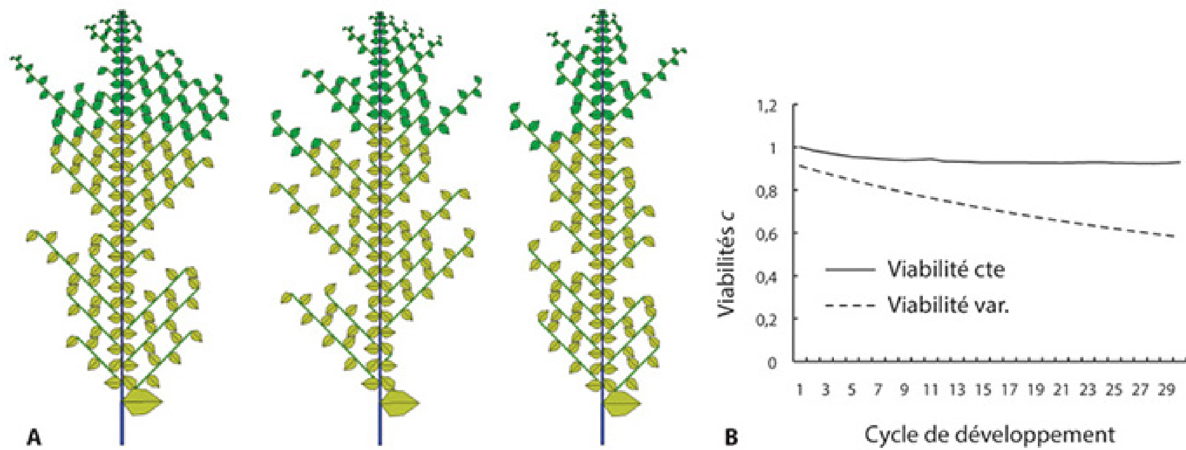



**Figure 9.9.** Croissance libre à l'équilibre.

**a** : trois simulations stochastiques de structures végétales, avec des méristèmes dont la viabilité est indexée sur *Q/D* et sur l'âge chronologique, en croissance libre à l'équilibre. **b** : la courbe en trait plein donne la viabilité nominale en fonction de Q/D. La courbe en pointillés corrige cette valeur en fonction de l'âge chronologique du méristème en la divisant par $1 + K_{cL} \cdot X$ où $X$ est l'âge en CD du méristème. Les axes latéraux avortent plus précocement que sur la figure 9.8.

On peut rajouter ainsi une composante de vieillissement à la viabilité, décrite empiriquement selon la formule :

$$c_{(Q/D)} = \frac{K_c \cdot (Q/D)}{1+K_c \cdot (Q/D)} \cdot \frac{1}{1+K_{cL} \cdot X} \quad (7)$$

où $X$ est l'âge chronologique du méristème en CD. Suivant la valeur de $K_{cL}$, la viabilité des méristèmes des branches qui reste dépendante de l'état trophique de l'arbre décroîtra aussi plus ou moins rapidement selon l'augmentation de l'âge chronologique $X$ du méristème. Dans la simulation suivante on choisit : $K_c = 1000$, $K_{cL} = 0{,}02$.

Dans la figure 9.9, on observe que les branches ont un développement plus court en moyenne que sur la figure 9.8.

## Étude de la croissance limitée

Les valeurs des paramètres choisies sont : $r = 30$, $Sp = 1000$, $t_x = t_a = 10$, $\varepsilon = 0{,}05$, les puits des organes sont égaux $P = 1$. On donne les valeurs $K_c = 1000$ et $K_{cL} = 0{,}05$, ce qui donne la valeur de $c_{(Q/D)}$ pour les méristèmes des branches. On procède à 20 simulations stochastiques à l'âge 50 CD.

On constate, en figure 9.10, un fort effet de base qui joue à la fois sur la dimension des organes et le développement des branches qui augmente en durée le long de la tige. Ce phénomène est dû à la faible valeur de *Q/D* au démarrage de la croissance, valeur qui va en augmentant jusqu'à se stabiliser avec l'offre *Q* limitée par *Sp*. Cela reproduit bien les observations sur la ramification des arbustes et reproduit plus finement les résultats obtenus dans le paragraphe.

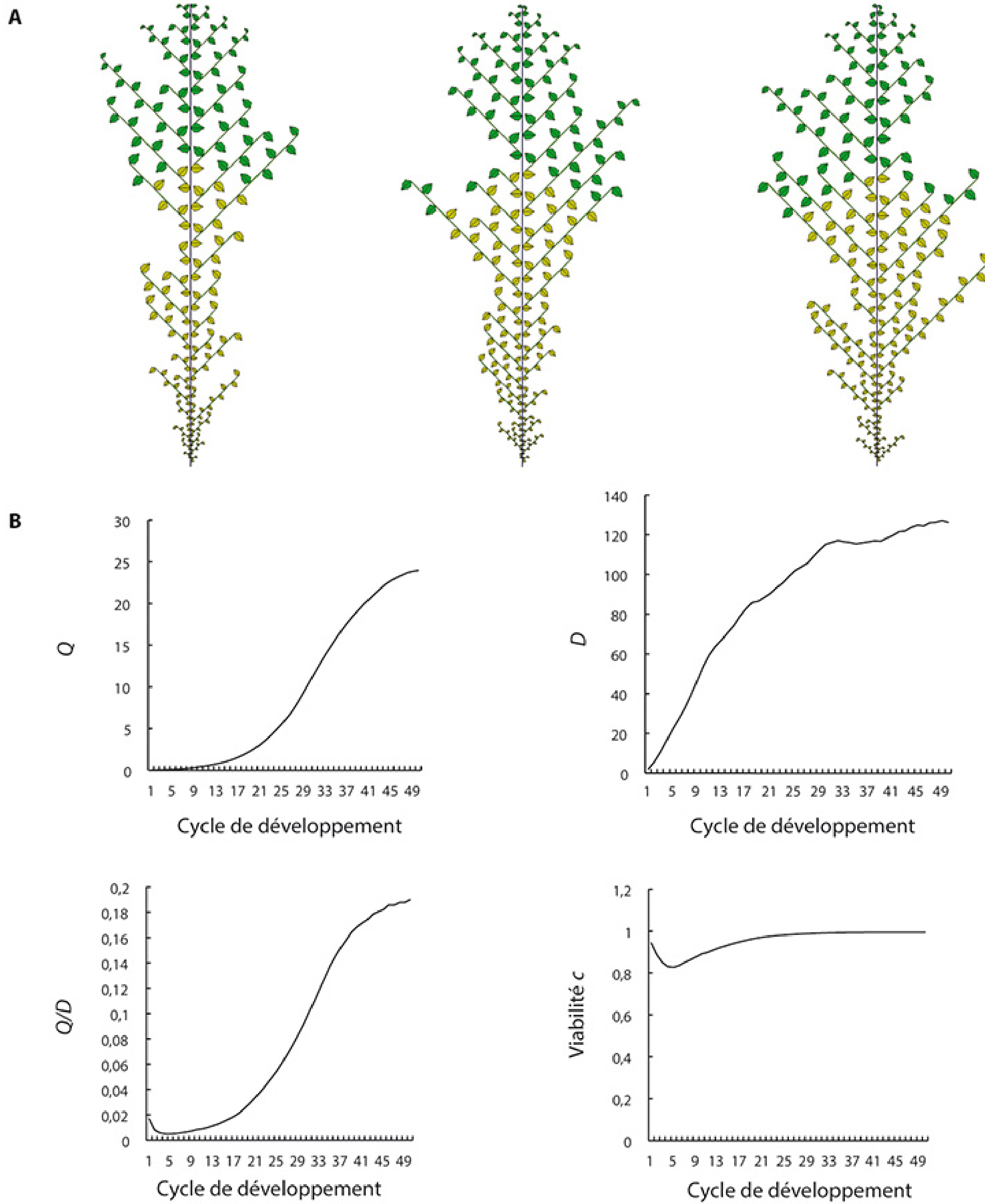



**Figure 9.10.** Croissance limitée.

**a** : trois simulations stochastiques à 50 cycles avec des méristèmes axillaires dont la viabilité est indexée sur *Q/D* et sur l'âge chronologique, en croissance limitée. **b** : il y a un fort effet de base : *Q/D* décroît, passe par un minimum, puis croît jusqu'à se stabiliser. L'effet de base porte à la fois sur la dimension des organes et sur le développement des premières branches qui avortent tôt. La viabilité affichée doit être divisée comme pour la figure 9.9, par $(1 + K_{cL} \cdot X)$, où $X$ est l'âge chronologique en CD du méristème axillaire.

## Modélisation stochastique de la ramification des axes

La ramification est sans doute le phénomène le plus complexe à analyser dans l'architecture végétale. D'une part, les lois de dormance des méristèmes perturbent la mise en place des séries d'axes latéraux, et d'autre part les alternances entre les séries des différents types d'axes complexifient la description de la ramification. Si les chaines de Markov viennent à bout de cette description, la signification de leurs paramètres reste incertaine. Deux grands phénomènes sont toutefois récurrents. L'effet de base, qui caractérise la montée de l'intensité de la ramification à partir de la germination, et l'apparition de vagues de ramification en alternance avec des zones nues sur les tiges, phénomène qui semble stochastique.

La formulation adoptée pour calculer la probabilité de ramification $a$ est la même que pour le processus de Bernoulli et la viabilité, soit :

$a_{(Q/D)} = \frac{K_a \cdot (Q/D)}{1+K_a \cdot (Q/D)}$ (8)

Mais il faut considérer deux cas. Soit le nouveau phytomère prolonge l'axe, soit il est issu d'un méristème axillaire. L'équation de la demande s'écrit (équation 5) :

$$D\left(t\right) = \sum_{s=1,N_o(t)} \left(\Omega\left(s\right) \cdot \Theta\left(s\right) \cdot 2P\right) + D_R\left(t-1\right)$$

$\Omega(s)$ représente la probabilité d'existence du phytomère de l'axe porteur du phytomère fils.

Avec $\Theta(s) = 1$, s'il s'agit d'un prolongement et $\Theta\left(s\right) = \frac{K_a \cdot (Q/D)}{1+K_a \cdot (Q/D)}$ s'il s'agit d'une ramification.

En effet, le prolongement peut se faire avec le processus de Bernoulli à la suite d'une entité pause, alors qu'une ramification ne peut exister si le phytomère porteur est une entité pause. $N_o(t)$ est le nombre de phytomères produits par la structure au cycle ($t$) et numérotés dans la liste associée.

### Étude de la ramification en croissance libre

Avec des paramètres $b$ et $c$ qui sont fixés à 1 et une probabilité de ramification formulée par : $a_{(Q/D)} = \frac{K_a \cdot (Q/D)}{1+K_a \cdot (Q/D)}$.

Les valeurs des paramètres sont : $r = 55$, $t_a = t_x = 10$, $\varepsilon = 0{,}05$, $Sp$ très grand, $Q0 = 1$ et $K_a = 100$. La durée de vie des branches est fixée à 10 CD. La condition de croissance libre à l'équilibre $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$ est réalisée. La simulation se fait pour l'âge 30 CD.

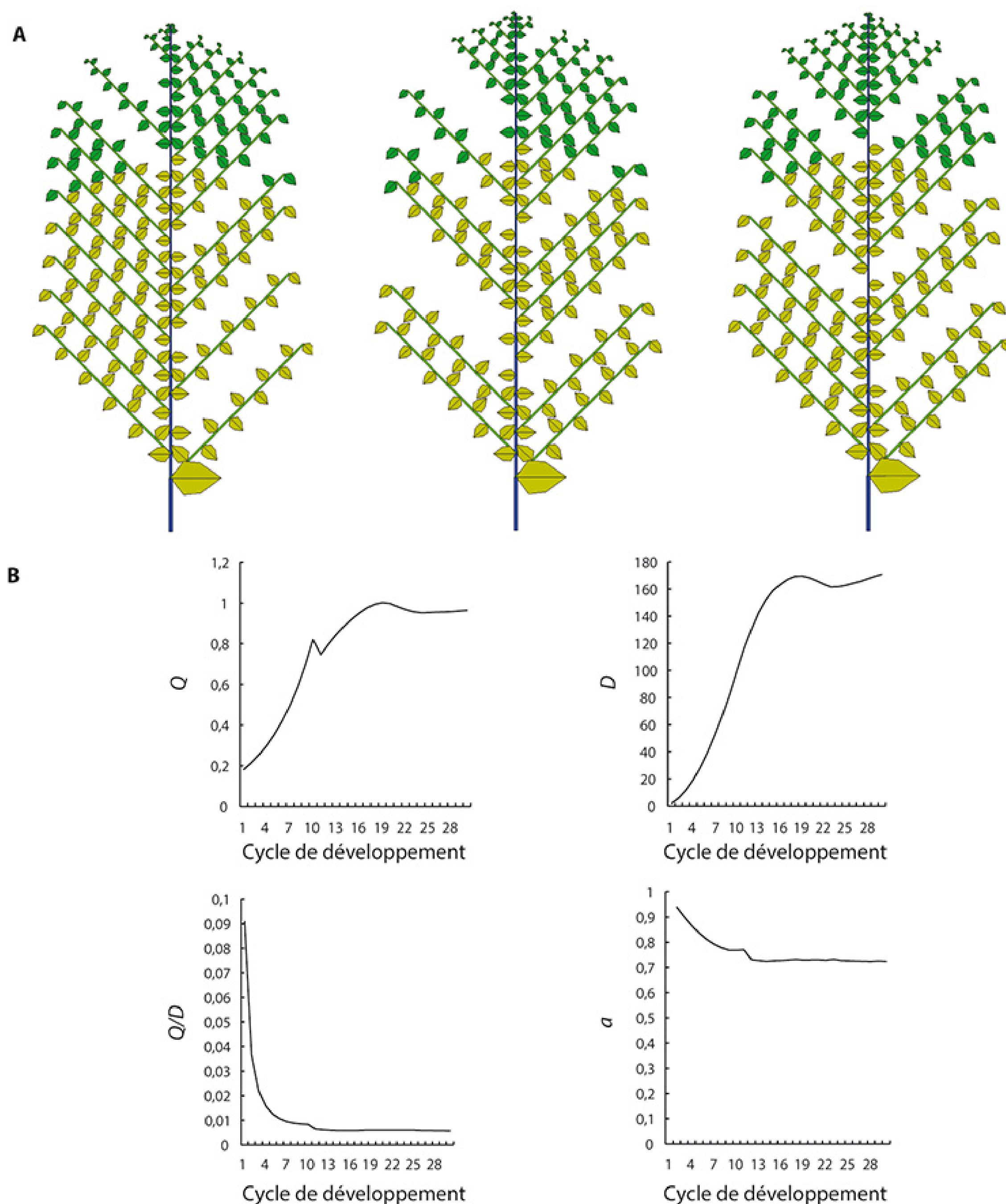



**Figure 9.11.** Ramification des axes en croissance libre.

**a** : trois simulations stochastiques avec des méristèmes axillaires dont le taux de ramification est indexé sur *Q/D* et sur l'âge chronologique, en croissance libre. **b** : il n'y a pas d'effet de base marqué : *Q/D* décroît, jusqu'à se stabiliser, de même que le taux de ramification **a**.

En conséquence, la croissance et le développement se stabilisent et donc aussi le rapport *Q/D* et le taux de ramification (figure 9.11). Il n'y a pas d'effet de base marqué. La tige montre des alternances de zones branchées et nues, comme dans le modèle stochastique standard. Par ailleurs, la croissance des organes dans les séries organiques devient progressivement semblable du sommet vers la base des axes, du fait de la stabilisation de *Q/D*, comme pour le paragraphe précédent sur la modélisation stochastique de la mortalité des axes. Ces séries se répètent alors à l'identique d'un cycle à l'autre.

### Étude de la ramification en croissance limitée

Dans ce cas, la production de biomasse va saturer à cause de la limitation de la production imposée par le paramètre *Sp* (figure 9.12). Le rapport *Q/D* va croître en partant d'une valeur initiale fournie par *Q*0 jusqu'à se stabiliser. On fixe $r = 30$, $Sp = 100$, $t_x - 10$, $P = 1$, $\varepsilon = 0{,}05$, $K_a = 50$, $Q0 = 0{,}1$. La durée de vie des méristèmes axillaires est de 10 CD. On procède à 20 simulations sur 40 cycles de développement. Le comportement du modèle est bien celui attendu. La production de biomasse arrive à saturation à cause de *Sp*, et la demande se stabilise nécessairement à cause de la durée de vie des axes. Le rapport *Q/D* part d'une valeur initiale basse dépendant de *Q*0 et croît jusqu'à une valeur limite. Cela conditionne la ramification qui suit la même évolution avec un effet de base marqué. Le taux de ramification est faible à la base de la tige pour croître progressivement jusqu'à se stabiliser. Ce phénomène réplique l'effet de base sur la ramification couramment observé (par exemple chez les caféiers).

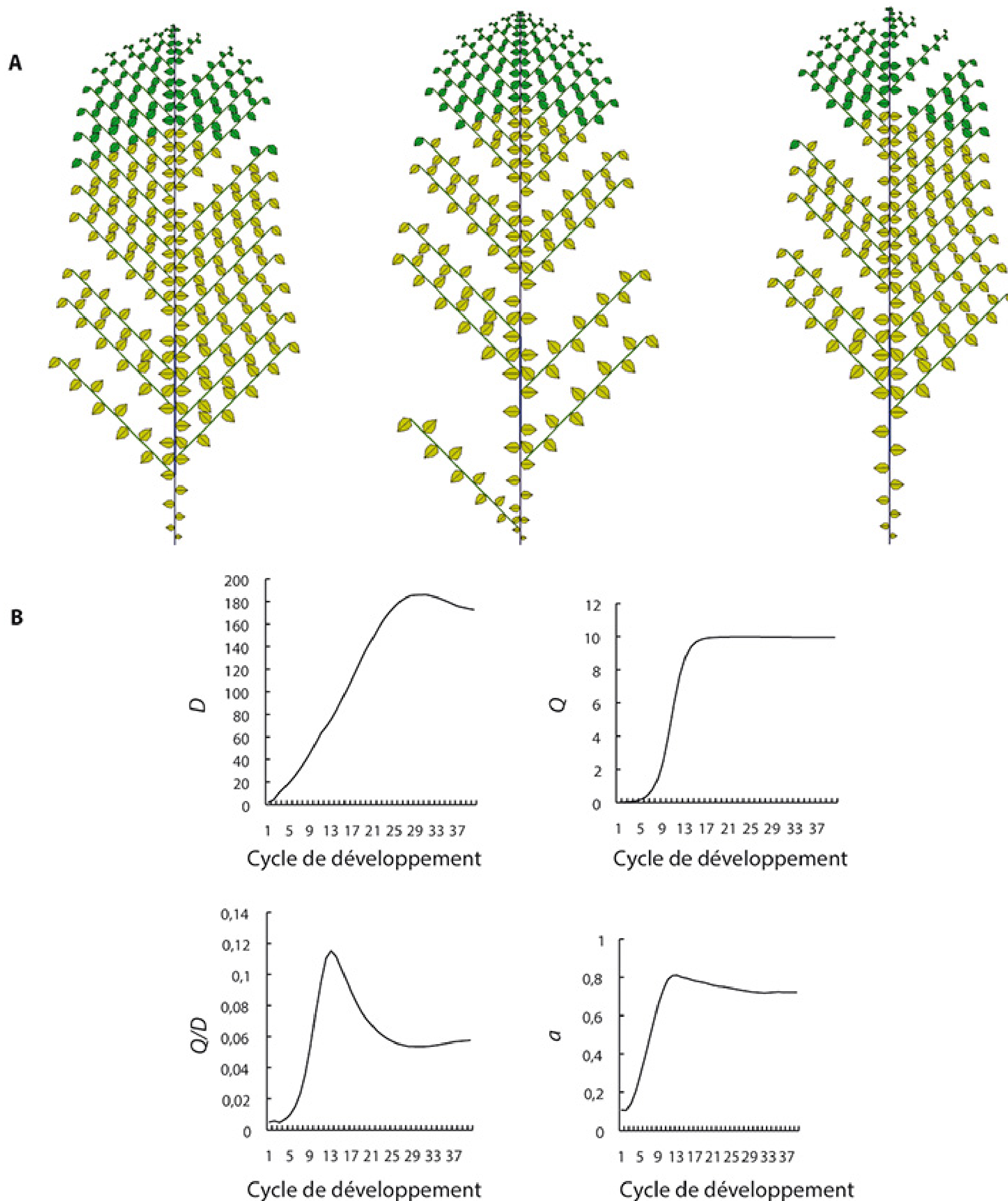



**Figure 9.12.** Ramification des axes en croissance limitée.

**a** : trois simulations stochastiques avec des méristèmes axillaires dont le taux de ramification est indexé sur *Q/D* en croissance limitée. Il y a un effet de base marqué. **b** : la production de biomasse arrive rapidement à saturation. Corrélativement, la demande se stabilise. Le taux de ramification, faible au départ, croît jusqu'à se stabiliser en moyenne.

## Modélisation stochastique complète du fonctionnement des méristèmes

Toutes les caractéristiques du fonctionnement stochastique des méristèmes doivent être prises en compte à la fois pour simuler la plante au plus près de la réalité : le paramètre $b$ processus de Bernoulli qui contrôle le développement, la viabilité $c$ qui contrôle la mortalité des axes et le taux de ramification $a$ qui contrôle leur mise en place. Il s'agit de vérifier le comportement de la plante computationnelle lorsque tous les paramètres du développement dont nous venons de voir les effets individuels interagissent ensembles. Dans la création d'un nouveau phytomère, il y a lieu de considérer s'il est issu du bourgeon apical et prolonge l'axe, ou bien s'il est issu d'un méristème axillaire et engendre une ramification. L'équation de la demande (5) s'écrit :

$$D\left(t\right) = \sum_{s=1,N_o(t)} \left(\Omega\left(s\right)\cdot\Theta\left(s\right)\cdot 2P\right) + D_R\left(t-1\right)$$

$\Omega(s)$ représente la probabilité d'existence du phytomère de l'axe porteur du phytomère fils avec :

$$\Theta\left(s\right) = \frac{K_b\cdot(Q/D)}{1+K_b\cdot(Q/D)}\cdot\frac{K_c\cdot(Q/D)}{1+K_c\cdot(Q/D)} \quad (9)$$

s'il s'agit d'un prolongement et,

$$\Theta\left(s\right) = \frac{K_a\cdot(Q/D)}{1+K_a\cdot(Q/D)}\cdot\frac{K_b\cdot(Q/D)}{1+K_b\cdot(Q/D)}\cdot\frac{K_c\cdot(Q/D)}{1+Kc\cdot(Q/D)} \quad (10)$$

s'il s'agit d'une ramification.

### Cas de la croissance libre à l'équilibre

On fait 30 simulations de croissance de plantes stochastiques (figure 9.13) avec les valeurs de paramètres suivants : $Q0 = 1$, $r = 55$, $Sp$ très grand, $\varepsilon = 0{,}05$ , $t_a = t_x = 10$, puits des organes constants $P = 1$, $K_b = 250$, $K_a = 100$, $K_c = 1000$, $K_{cL} = 0{,}0$ (pas de vieillissement des méristèmes axillaires), ce qui donne les valeurs moyennes prises par les probabilités $b_{(Q/D)}$, $a_{(Q/D)}$, et $c_{(X)}$ pendant la croissance. Assez rapidement les valeurs de ces paramètres se stabilisent, car la condition $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$ est réalisée. Il n'y a pas d'effet de base marqué. À l'équilibre le mode stochastique avec

rétroaction a un fonctionnement identique au mode stochastique standard avec un fonctionnement stable. Les séries organiques des tiges et des branches vivantes sont affichées figure 9.13c.

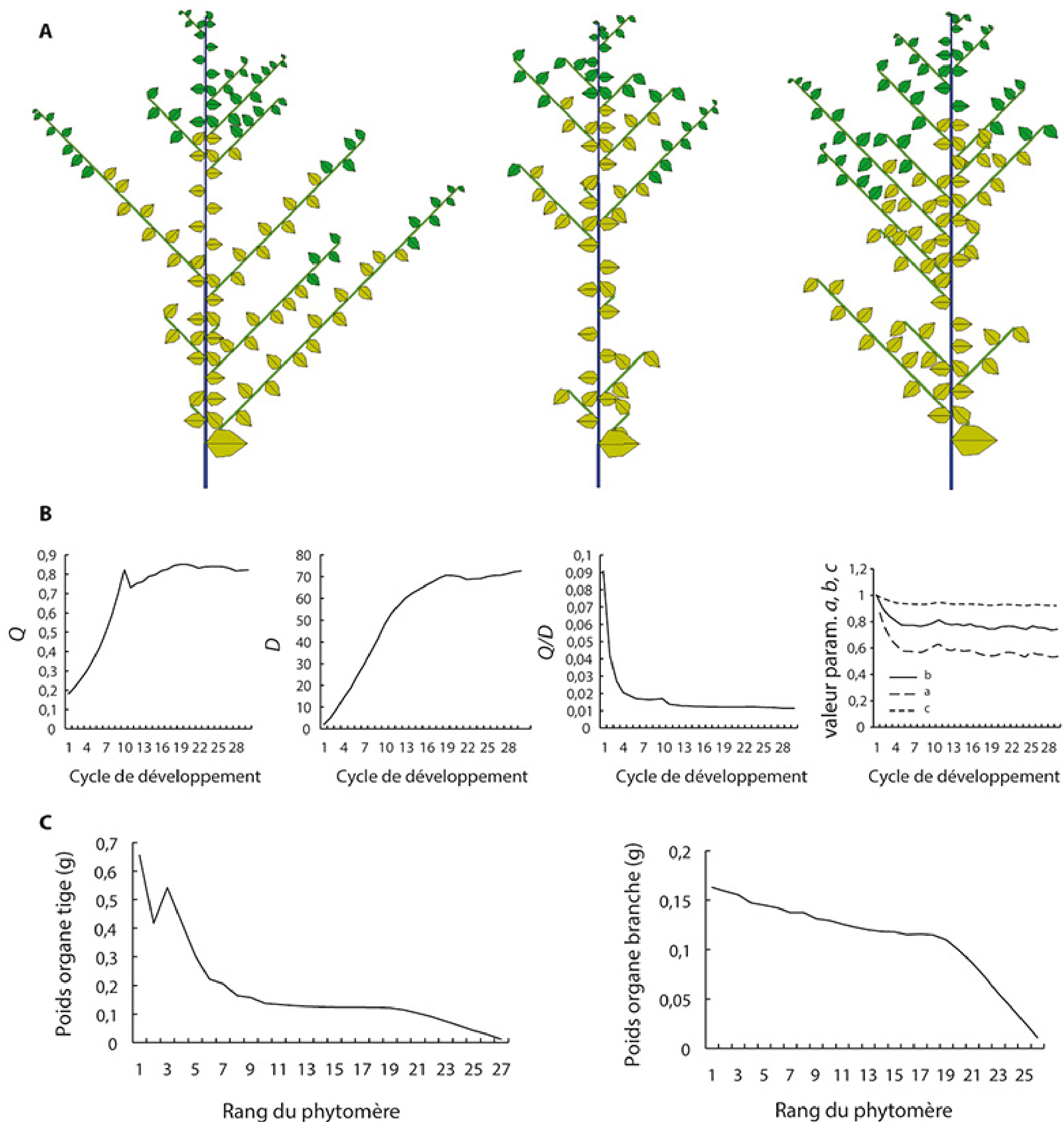



**Figure 9.13.** Simulations d'une plante stochastique à 30 CD en mode libre dont les axes ont un développement dépendant de *Q/D* pour la ramification, pour la mortalité et pour le processus de Bernoulli.

**a** : trois simulations parmi un échantillon de 30 plantes stochastiques ; il n'y a pas d'effet de base marqué. **b** : évolution de la biomasse, de la demande et de *Q/D* sur 30 CD où

l'équilibre est quasi atteint. Les évolutions des paramètres de Bernoulli *b*, de viabilité *c* et du taux de ramification *a* sont affichées et montrent une stabilisation.**c** : moyennes des séries organiques simulées de la tige et des branches vivantes, triées à partir du sommet (identiques pour les feuilles et les entrenœuds qui ont même fonction puits dans cet exemple).

### Cas de la croissance limitée

On fait ici 40 simulations de croissance de plantes stochastiques (figure 9.14) avec les valeurs de paramètres suivants : $Q0 = 0{,}1$, $r = 30$, $Sp = 1000$, $\varepsilon = 0{,}05$, $t_a = t_x = 10$, puits des organes constants $P = 1$, $K_b = 250$, $K_a = 100$, $K_c = 500$, $K_{cL} = 0{,}02$ ; ce qui donne les valeurs prises par les probabilités $b_{(Q/D)}$, $a_{(Q/D)}$, et $c_{(X)}$ pendant la croissance. La croissance est limitée par *Sp*.

L'action cumulée des paramètres du fonctionnement des bourgeons augmente l'effet de base. Assez rapidement les valeurs de ces paramètres se stabilisent et un équilibre de production est atteint. Le comportement classique de la croissance des plantes, avec le passage du stade juvénile à celui d'adulte dans toutes ses composantes, est répliqué qualitativement, les branches se mettent en place progressivement et leurs durées de vie s'allongent. Lorsque l'équilibre est atteint, le mode stochastique avec rétroaction croissance-développement a un fonctionnement identique au mode stochastique standard avec des paramètres constants. Ainsi, l'analyse des cimes est réalisable et les séries organiques peuvent être analysées.

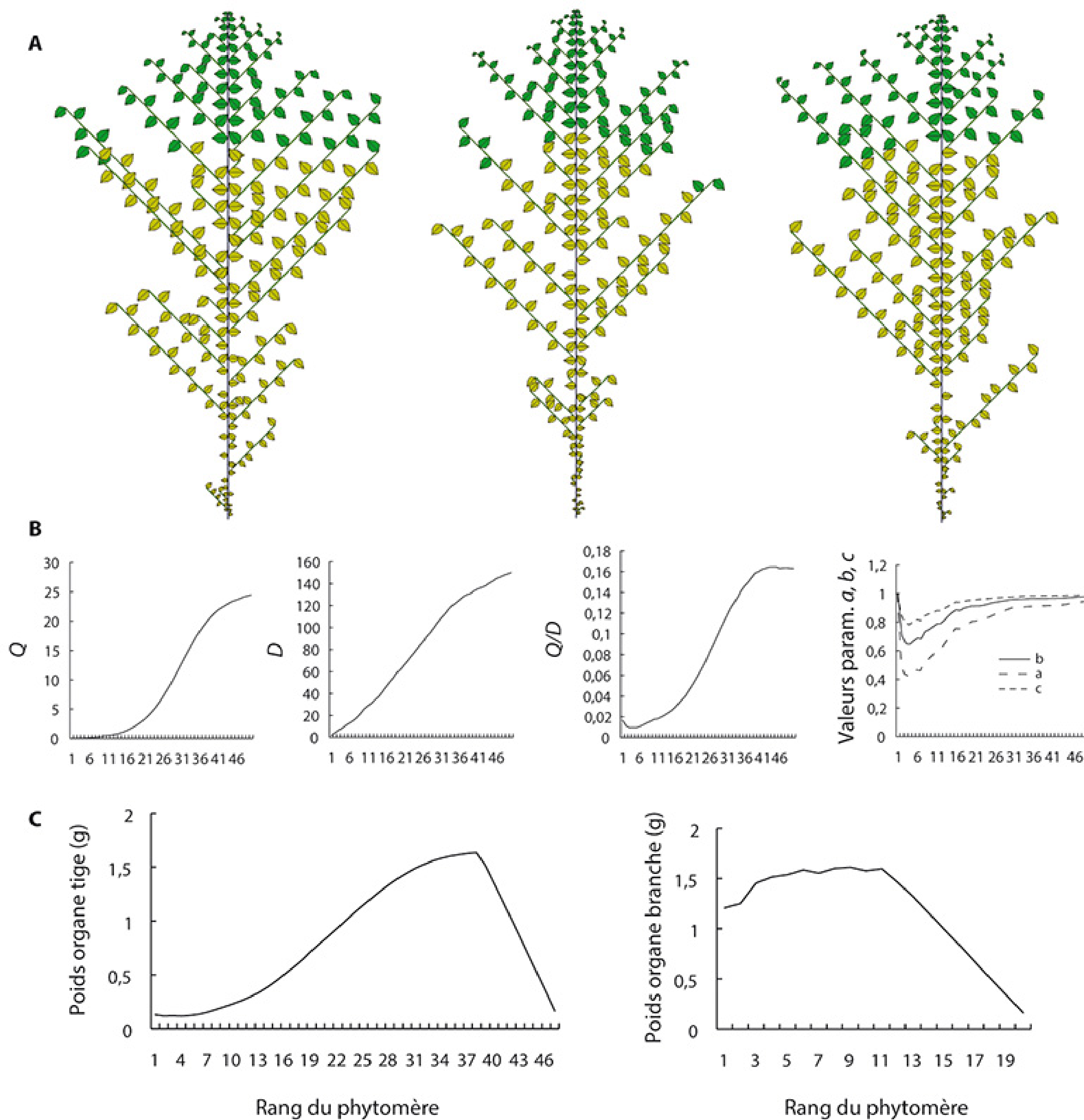



**Figure 9.14.** Simulations d'une plante stochastique à 50 CD en mode limité dont les axes ont un développement dépendant de *Q/D* pour la ramification, pour la mortalité et pour le processus de Bernoulli.

**a** : trois simulations parmi un échantillon de 40 plantes stochastiques. On observe un fort effet de base. **b** : évolution de la biomasse et de la demande moyennes et de *Q/D* sur 50 CD où l'équilibre est quasi atteint. Les évolutions des paramètres de Bernoulli *b*, de viabilité c et du taux de ramification *a* sont affichées. **c** : moyennes des séries organiques simulées de la tige et des branches vivantes, triées à partir du sommet.

## Liens entre le modèle stochastique avec rétroaction et le modèle standard

Dans le modèle stochastique standard, les probabilités liées à l'activité des méristèmes sont calculées à partir de l'automate botanique et ne peuvent pas être modifiées pendant le développement, sauf par forçage. Dans le modèle avec rétroaction croissance-développement, ces probabilités doivent être calculées à chaque cycle en fonction de $Q/D$. Si on change l'environnement (paramètres *E, Sp*) ou si on modifie la structure (taille), le fonctionnement des bourgeons sera affecté et la trajectoire du développement modifiée.

Une fois le développement et la croissance d'une plante achevés selon le modèle avec rétroaction, la suite des valeurs des paramètres $a_{(Q/D)}$, $b_{(Q/D)}$ *et* $c_{(Q/D)}$ forment des listes qui caractérisent l'historique du fonctionnement des méristèmes en fonction de l'âge chronologique en cycles. En effet, à chaque cycle $t$, on peut associer la valeur correspondante de ces paramètres fonction de $Q/D$ : $a_s(t) = a_{(Q/D)}$, $b_s(t) = b_{(Q/D)}$ $c_s(t) = c_{(Q/D)}$, $Q(t-1) = Q$ *et* $D(t) = D$ qui donnent les valeurs respectives des taux de ramification, des paramètres de Bernoulli et des taux de viabilité en fonction du nombre de CD. Si on injecte ces listes dans le modèle standard, celui-ci donnera des simulations de développement et de croissance analogues à celles du modèle avec rétroaction, mais en forçant les valeurs de l'activité des méristèmes à chaque cycle de développement. Ceci montre l'affinité entre les deux modèles.

Dans la majorité des cas étudiés, que ce soit en croissance libre à l'équilibre ou en croissance limitée, on observe que le rapport $Q/D$ tend à se stabiliser quand l'âge de la plante augmente. L'offre et la demande tendent chacun vers une limite, ce qui entraine la stabilisation du rapport. L'expression homographique de la formulation des probabilités $a_{(Q/D)}$, $b_{(Q/D)}$ et $c_{(Q/D)}$ fait que celles-ci vont donc se stabiliser également.

### Problème inverse

On appelle « problème inverse » l'estimation des paramètres à partir des données fournies par les simulations. Ceci fait l'objet du chapitre 11.

Dans le modèle standard et dans un premier temps, on estime les paramètres liés à l'activité des méristèmes par la méthode des cimes et, ceux-ci étant connus, dans un deuxième temps on estime les paramètres liés au fonctionnement sources-puits des organes par la méthode des séries organiques. La méthode fonctionne correctement sur les plantes computationnelles (chapitre 11), mais aussi sur les plantes agronomiques (chapitres 12 et 13), ce qui valide l'adéquation du modèle GreenLab aux plantes cultivées.

Dans le modèle avec rétroaction, il faut simultanément estimer les paramètres de l'activité des méristèmes et ceux sources-puits du fonctionnement des organes. La rétroaction de la croissance sur le développement fait que la prégnance du stochastique dans le fonctionnement des méristèmes laisse des traces aussi dans les volumes des organes des séries organiques. Il s'agit de vérifier ici si on peut donc estimer les paramètres ($K_a$, $K_b$, $K_c$) de l'activité des méristèmes directement à partir des séries organiques, en même temps que les paramètres sources-puits.

On sait que si le processus de Bernoulli est engendré par une probabilité constante $b$, la distribution des pauses entre le phytomère de rang $K$ et l'extrémité de l'axe vivant se fait selon une loi binomiale négative $BN(K, b)$. On peut alors appliquer une méthode inverse qui utilise la structure potentielle pour retrouver les paramètres sources-puits cachés du modèle GreenLab en ajustant les séries organiques observées à celles issues du modèle (chapitre 11). Dans le modèle standard, les seules inconnues sont les paramètres sources-puits, puisque les paramètres des méristèmes ont été estimés par la méthode des cimes.

Dans le modèle avec rétroaction, la méthode choisie comme pour le modèle standard est de se référer à la structure potentielle (chapitre 3) qui contient implicitement toutes les simulations des structures chronologiques possibles. Les moyennes des entités botaniques simulées doivent tendre vers la valeur théorique calculée, pour chaque item de la structure. Celles-ci peuvent être regroupées en séries organiques et en compartiments d'organes de même nature, pour permettre d'estimer les paramètres. Si le paramètre de Bernoulli est suffisamment stabilisé pendant le développement, les séries organiques sont utilisables ; autrement seuls les compartiments le sont. On choisit donc de prendre les valeurs stabilisées des paramètres, pour ajuster

les séries organiques comme si elles provenaient du modèle standard. Nous étudions dans ce paragraphe la possibilité de retrouver les paramètres $K_a$, $K_b$, $K_c$ en même temps que les autres paramètres sources-puits, à partir des séries organiques selon la méthodologie du chapitre 11 qui utilise la méthode non linéaire des moindres carrés généralisée.

Dans tout ce qui suit, on procède à 40 simulations de la structure ramifiée âgée de 30 CD :

– soit, dans le cas en croissance libre à l'équilibre, avec les paramètres : $t_a = t_x = 10$ CD, $r = 55$, $Sp = \infty$ ; puits des organes constant (pour les feuilles ou les entrenœuds) $P = 1$, $K_a = 100$, $K_b = 500$, $K_c = 1000$. L'offre et la demande se stabilisent en raison de la relation d'équilibre $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$ qui est imposée ;

– soit, dans le cas de la croissance limitée avec les paramètres : $t_a = t_x = 10$ CD, $r = 30$, $Sp = 1000$ ; puits des organes constant (pour les feuilles ou les entrenœuds) $P = 1$, $K_a = 100$, $K_b = 500$, $K_c = 1000$.

On reconstruit les moyennes des séries organiques des tiges et des branches. On opère un ajustement à un seul stade à 30 CD. La plante a un fonctionnement identique pour les tiges et les branches. Les paramètres à estimer à partir des simulations avec la méthode des moindres carrés sont pour les paramètres sources-puits des organes : $r$, $Sp$, $P$, et pour les paramètres du fonctionnement des méristèmes : $K_a$, $K_b$ et $K_c$. On teste différentes combinaisons des paramètres des méristèmes, sachant que s'il n'y a qu'un seul paramètre $K$ à estimer, l'algorithme l'estime correctement.

## Cas de la croissance libre

### Cas de la combinaison loi de Bernoulli et loi de ramification

On impose un même processus de Bernoulli aux axes d'ordres 1 et 2 et un taux de ramification aux méristèmes des axes 2. On peut voir deux plantes extraites de 40 simulations sur 30 CD de croissance (figure 9.15).

Les paramètres à estimer pour en retrouver les valeurs sont : $r = 55$, $P = 1$, $K_b = 500$, $K_a = 100$.

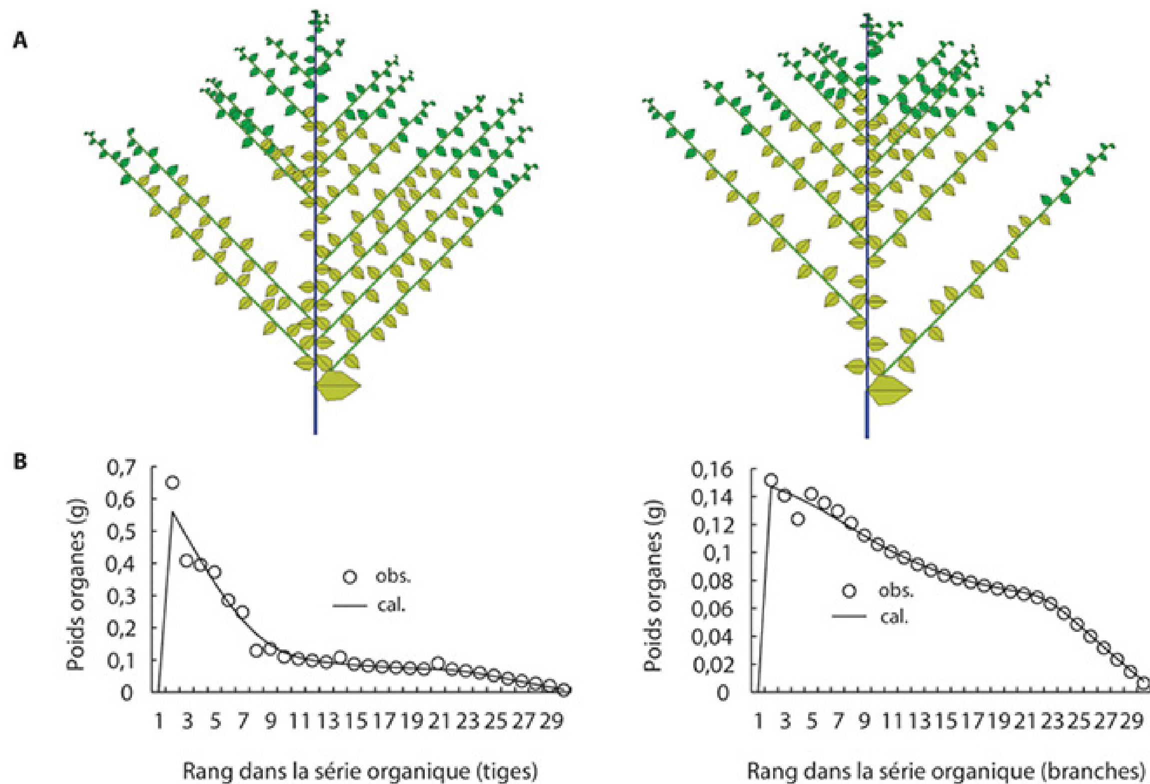



**Figure 9.15.** Ajustement des séries organiques simulées par les séries organiques calculées en mode libre, avec une combinaison stochastique de la loi de Bernoulli et de la loi de ramification pendant la croissance.

Comme les probabilités se stabilisent, on peut utiliser la loi binomiale négative pour trier les phytomères selon leur rang dans la structure potentielle. **a** : deux simulations extraites d'un ensemble de 40 à 30 CD de développement. **b** : moyennes des séries organiques simulées (○) comparées aux calculées (lignes).

Comparaisons entre les paramètres donnés et estimés

| | $K_a$ | $K_b$ | $r$ | $P$ |
|---|---|---|---|---|
| Valeurs | 50 | 500 | 55 | 1 |
| Estimations | 64 | 694 | 55 | 0,99 |

L'ajustement des séries organiques calculées et simulées (figure 9.15) est correct. La précision sur les paramètres sources-puits est bonne ; sur les coefficients *K* en revanche, elle est faible mais elle reste tout de même dans l'ordre de grandeur. L'information stochastique est donc cachée mais bien présente dans les séries organiques dans cette combinaison à deux paramètres.

### Cas de la combinaison loi de Bernoulli et loi de viabilité

On impose un même processus de Bernoulli aux axes 1 et aux axes 2 et une mortalité des méristèmes des axes 2. On peut voir deux plantes extraites de 40 simulations sur 30 CD de croissance (figure 9.16).

Les paramètres à estimer pour en retrouver les valeurs sont : $r$ = 55, $P$ = 1, $K_b$ = 500, $K_c$ = 1000. L'ajustement des séries organiques calculées et simulées (figure 9.24) est bon.

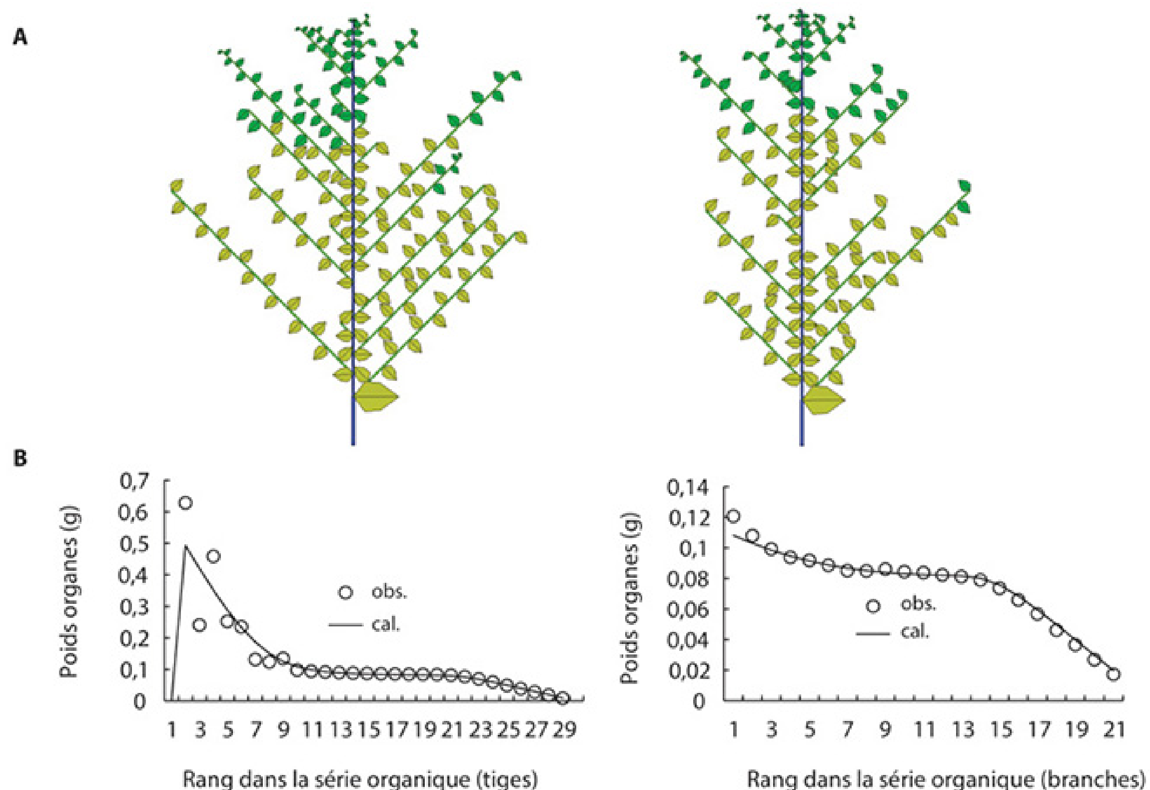



**Figure 9.16.** Ajustement des séries organiques simulées par les séries organiques calculées en mode libre, avec une combinaison stochastique Bernoulli et viabilité pendant la croissance.

Feuilles et entrenœuds ont des fonctions puits identiques. On distingue aisément les branches mortes des vivantes. **a** : deux simulations extraites d'un ensemble de 40 à 30 CD de développement. **b** : moyennes des séries organiques simulées (○) et calculées (lignes).

Comparaisons entre les paramètres donnés et estimés

| | $K_b$ | $K_c$ | $r$ | $P$ |
|---|---|---|---|---|
| | | | | |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Valeurs | 500 | 1000 | 55 | 1 |
| Estimations | 523 | 837 | 55,9 | 0,95 |

La précision sur les paramètres sources-puits est satisfaisante ; elle est plus faible sur les coefficients $K$, mais on reste bien dans l'ordre de grandeur. L'information stochastique est cachée mais présente dans les séries organiques dans cette combinaison à deux paramètres.

### Cas de la combinaison avec les lois de développement, de ramification et de mortalité

On impose un processus de Bernoulli un taux de ramification et une mortalité des méristèmes des axes 2. Ce cas est le plus complexe et le plus complet, aussi détaille-t-on plus de résultats sur le fonctionnement. On peut voir deux plantes extraites de 40 simulations (figure 9.17) sur 30 CD de croissance. L'offre et la demande se stabilisent en raison de la relation d'équilibre $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$ qui est vérifiée. En conséquence, $Q/D$ se stabilise ainsi que la valeur des paramètres du fonctionnement des méristèmes. Les valeurs prises par le paramètre $b$ de Bernoulli au cours de la croissance sont :

$b_t$ = [1,0, 0,94, 0,92, 0,90, 0,88, 0,87, 0,87, 0,86, 0,86, 0,86, 0,87, 0,85, 0,85, 0,85, 0,85, … 1,0, 0,94, 0,91, 0,89, 0,87, 0,86, 0,85, 0,85, 0,85, 0,85, 0,86, 0,84, 0,84, 0,84, 0,83, 0,83, 0,83, 0,83,…]

À partir du cycle 12, la valeur est stabilisée, ce qui assure le bon fonctionnement de la loi binomiale négative aux extrémités des branches.

Les paramètres à estimer pour en retrouver les valeurs sont : $r = 55$, $P = 1$, $K_b = 500$, $K_a = 100$, $K_c = 1000$. L'ajustement des séries organiques calculées et simulées sur la variation des paramètres (illustrée sur b et c en figure 9.20) est bon.

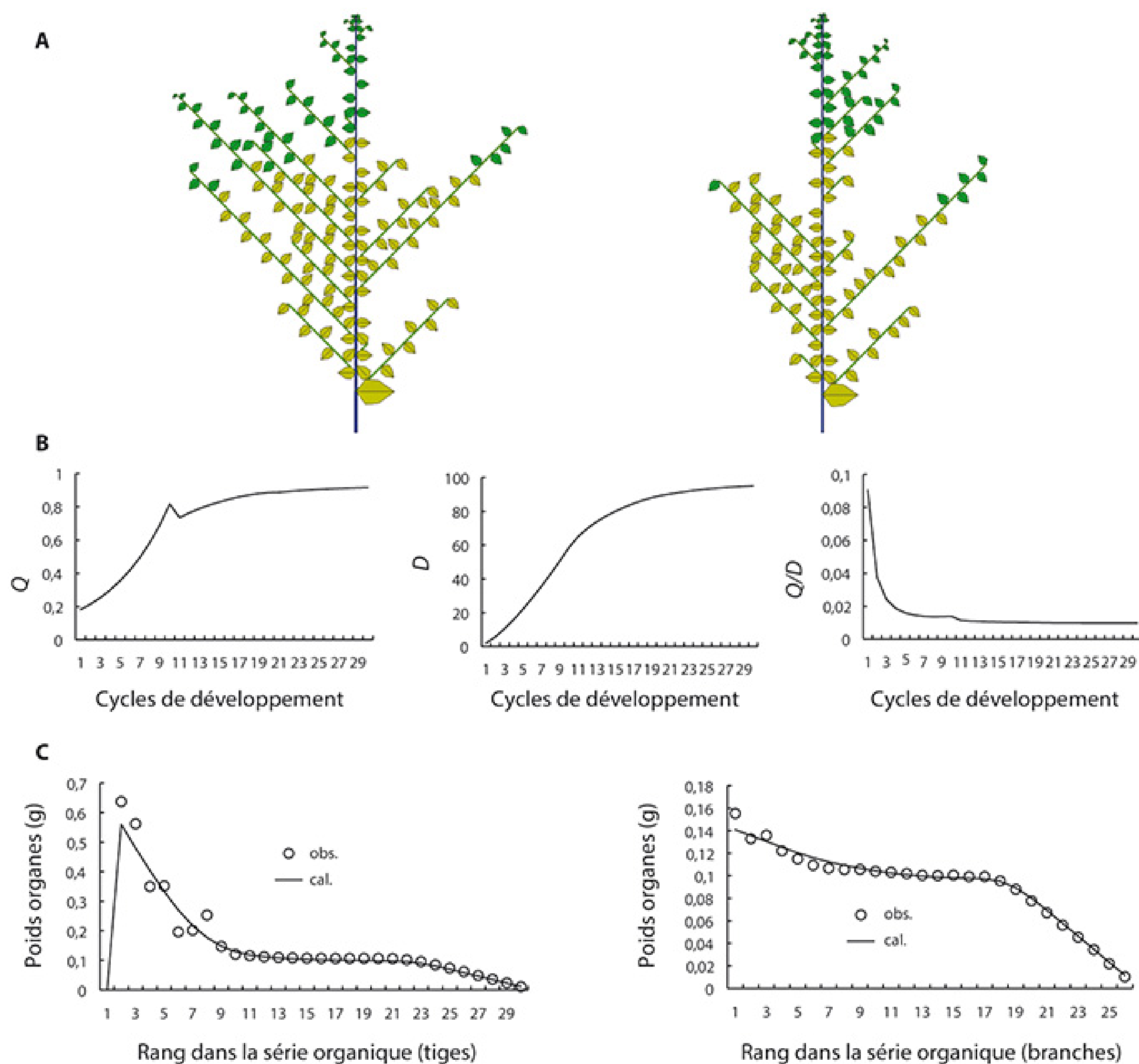



**Figure 9.17.** Ajustement des séries organiques simulées par les séries organiques calculées en mode libre, avec une triple combinaison stochastique loi de Bernoulli, loi de viabilité et une loi de ramification pendant la croissance.

**a** : deux simulations extraites d'un ensemble de 40 plantes computationnelles à 30 CD de développement. **b** : évolution de l'offre et de la demande et du rapport Q/D. **c** : moyenne des séries organiques simulées (○) et calculées (lignes).

Comparaisons entre les paramètres donnés et estimés

| | $K_a$ | $K_b$ | $K_c$ | $r$ | $P$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Valeurs | 100 | 500 | 1000 | 55 | 1 |
| Estimations | 86,7 | 507,7 | 1321 | 54,8 | 1,01 |

La précision sur les paramètres sources-puits est bonne ; sur les coefficients *K*, elle est plus faible mais on reste bien encore une fois dans l'ordre de grandeur des paramètres *K* de la simulation. Le système détecte et sépare l'influence des trois origines du fonctionnement stochastique des méristèmes à partir des séries organiques.

## Cas de la croissance limitée

### Cas de la combinaison stochastique développement, ramification et mortalité

On ne s'intéresse ici qu'au cas complet avec les trois combinaisons stochastiques, pour le développement, la ramification et la mortalité, comme traité précédemment, mais dans le cas de la croissance limitée avec les valeurs suivantes à retrouver $r = 40$, $Sp = 1000$, $P = 1$, $K_b = 250$, $K_c = 500$, $K_a = 100$.

On illustre en figure 9.18, deux plantes extraites de 40 simulations sur 30 CD de croissance avec leurs courbes de production (figure 9.18b). On est encore loin de la stabilisation qui est inéluctable à cause de la valeur réduite de *Sp*. Les valeurs prises par le paramètre *b* au cours de la croissance sont :

$b_t$ = [1,0, 0,64, 0,58, 0,57, 0,57, 0,58, 0,60, 0,62, 0,64, 0,66, 0,70, 0,69, 0,69, 0,70, 0,71, 0,72, 0,73, 0,73, 0,74, 0,75, 0,76, 0,77, 0,78, 0,78, 0,79, 0,80, 0,81, 0,81, 0,82, 0,82, 0,83, 0,84, 0,84, 0,85, 0,85, 0,86, 0,86, 0,87, 0,87, 0,87, 0,88, 0,88, 0,88, 0,89, 0,89, 0,89, 0,90, 0,90, 0,90, 0,90,…]. La valeur se stabilise plus rapidement que le rapport *Q/D* autour de la valeur 0,9.

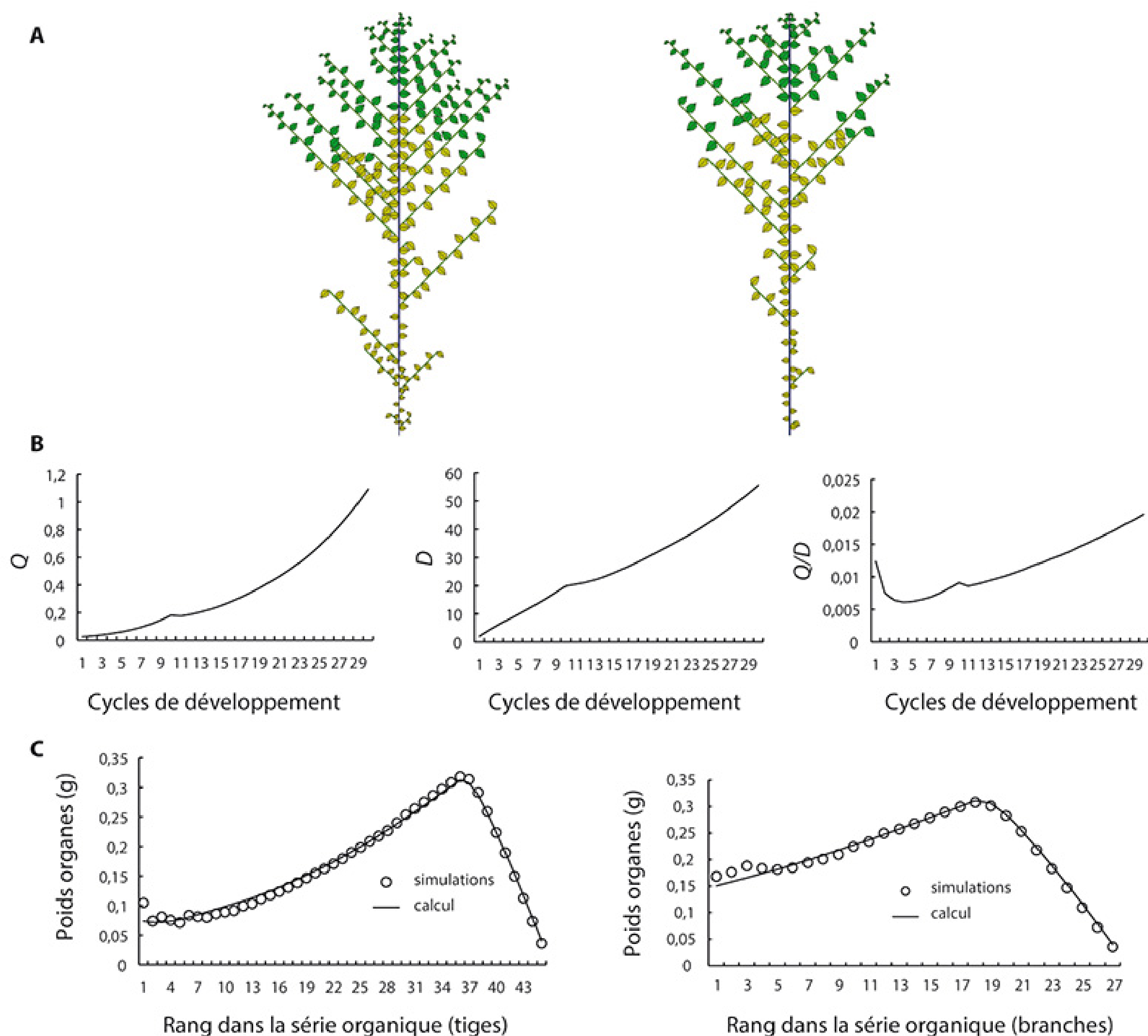



**Figure 9.18.** Ajustement des séries organiques simulées par les séries organiques calculées en mode limité, avec une triple combinaison stochastique loi de Bernoulli, loi de viabilité et loi de ramification pendant la croissance.

**a** : deux simulations extraites d'un ensemble de 40 plantes computationnelles à 50 CD de développement. **b** : évolution de l'offre et de la demande et du rapport *Q/D* qui ne sont pas encore stabilisés. **c** : moyenne des séries organiques simulées (○) et calculées (lignes).

Comparaisons entre les paramètres donnés et estimés

| | $K_a$ | $K_b$ | $K_c$ | *r* | *P* |
|---|---|---|---|---|---|
| Valeurs | 100 | 250 | 500 | 40 | 1 |
| Estimations | 118 | 267 | 465 | 40,1 | 1,01` |

L'ajustement des séries organiques calculées et simulées (figure 9.18c et 9.21) est bon. La précision sur les paramètres sources-puits est correcte ; elle est acceptable sur les coefficients *K*.

Le système détecte et sépare l'influence des trois origines du fonctionnement stochastique des méristèmes dans les profils des séries organiques.

## Discussion sur les plantes à croissance continue

Le fonctionnement du modèle stochastique avec rétroaction modifie les profils des séries organiques pendant la croissance. Les paramètres de Bernoulli, de mortalité et de ramification agissent chacun à leur manière, ce qui fait qu'il est possible de séparer leurs effets dans l'estimation des paramètres. En conséquence, il est possible de retrouver avec une bonne approximation l'ordre de grandeur des valeurs $K_b$, $K_c$ et $K_a$ uniquement à partir de l'analyse des séries organiques, sans passer par l'analyse des cimes exposée dans le chapitre 11. Ce résultat est important : il montre la prégnance du développement stochastique issu de l'activité des bourgeons, cachée dans les séries organiques, mais qui se révèle dans les relations sources-puits qui contrôlent l'expansion des organes. Si les paramètres sources-puits sont très bien estimés (à 1 % près), la précision sur les paramètres du fonctionnement des méristèmes est plus faible (à 10 % près) même si les ordres de grandeurs sont acquis. On peut suspecter que cette moindre précision est due à plusieurs causes :

– la taille limitée de l'échantillon, plus la taille de l'échantillon est grande, meilleure est la précision sur les paramètres ;

– l'âge de la plante computationnelle, qui est relativement petit, la précision sur les paramètres augmente avec l'âge de la plante analysée ;

– la formulation mathématique choisie pour l'activité des méristèmes.

L'expression empirique $b_{(Q/D)} = \frac{K_b \cdot (Q/D)}{1+K_b \cdot (Q/D)}$ reflète le passage progressif d'un fonctionnement stochastique vers un développement déterministe en fonction de *Q/D*, ce qui rend bien compte des observations. Au voisinage de *b(Q/D)* = 1, la sensibilité sur *Kb* est évidemment déficiente. D'autres formulations qui vont dans le même sens sont possibles et peuvent être mieux adaptées.

### Cas de la croissance rythmique

La croissance rythmique s'inscrit dans le domaine des arbres qui fonctionnent en produisant des unités de croissance. Le développement est à double échelle : les axes sont formés d'unités de croissance composées à leur tour de phytomères, ce qui entraine des séries organiques simples de phytomères par UC et composées d'UC par axe. Le problème est vaste si on considère les différentes modalités possibles, avec la pré- et la néoformation, le mono et le polycyclisme, le synchronisme et l'asynchronisme, etc. Il faudrait étudier le comportement en croissance libre et limitée, et le problème inverse, comme dans le cas de la croissance continue. Ces cas ont été traités et, là encore, les plantes simulées sont en bonne concordance avec leurs structures potentielles.

On ne s'intéresse, dans cet ouvrage, qu'au cas simple des arbres monocycliques synchrones dont l'unité de croissance fait de la néoformation. Le nombre maximum de phytomères que peut produire un méristème est inférieur ou égal au nombre de cycles de développement alloués à l'unité de croissance (chapitre 1). La plasticité de l'architecture joue essentiellement sur l'expression de l'UC, qui produit plus ou moins de phytomères. Nous retiendrons ici seulement le cas de la croissance limitée.

On conserve, pour contrôler le fonctionnement du méristème édificateur de l'axe végétatif, l'expression $b_{(Q/D)} = \frac{K_b \cdot (Q/D)}{1+K_b \cdot (Q/D)}$.

Mais, pour forcer la croissance rythmique, on pose $b_{(Q/D)} = 1$ pour la mise en place du premier phytomère de l'UC, et $b_{(Q/D)} = 0$ pendant les pauses structurelles de fin de développement en attente du redémarrage synchrone des méristèmes. Entre ces deux extrêmes, le méristème a un fonctionnement continu comme pour le cas des arbustes. Il met en place des phytomères qui portent des bourgeons axillaires. Une UC a donc au minimum un phytomère. Il ne peut y avoir une UC vide.

#### Étude d'un comportement en croissance

On prend comme exemple un arbre dont la période de croissance annuelle en néoformation est de 7 CD. Il ramifie à l'ordre 2. Les UC de la tige peuvent fabriquer 6 phytomères, qui ramifient. Une pause au septième CD marque l'arrêt de croissance annuel. Troncs et branches ont un même

processus de Bernoulli avec $K_b = 50$ mais les branches ont une mortalité de coefficient $K_c = 10$. Les UC des axes 1 et 2 sont identiques pour les organes qui ont des puits constants égaux à 1. La croissance secondaire possède un puits d'élément de cerne égal à $Pc = 1$. On choisit comme paramètres des temps de fonctionnement et d'expansion des organes $t_a = t_x = 6$ ; $E = 1$, $R = 15$, $Sp = 1000$, $\varepsilon = 0{,}05$, $P = 1$, $Q0 = 0{,}1$.

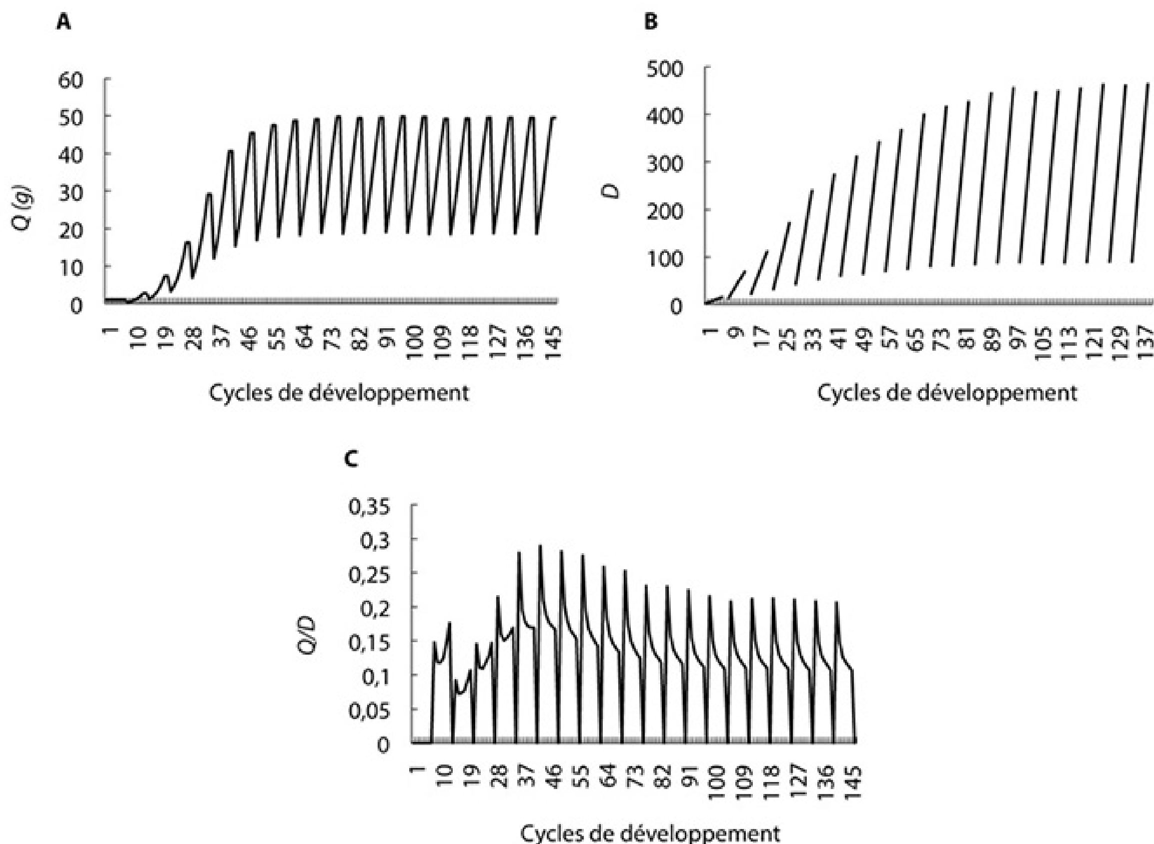



**Figure 9.19.** Évolution sur 20 ans (140 CD) de la production de biomasse **a** et de la demande **b** d'un arbre synchrone en croissance limitée avec une viabilité **c** des branches dépendante de *Q/D*.

Q étant borné par une valeur limite, la demande se borne automatiquement, ce qui stabilise les oscillations du rapport *Q/D*.

Une simulation est effectuée sur 12 arbres à l'âge de 20 ans. On constate (figure 9.19) que la production oscille à cause du rythme. Au départ, la tendance est exponentielle, mais elle est rapidement limitée par la surface de production *Sp*. D'autre part, l'augmentation de *D* et la stabilisation de *Q*,

fait que le rapport *Q/D* diminue, entraînant une diminution de la viabilité et donc l'augmentation de la mortalité des branches. Il en résulte que le maximum de la demande se stabilise également comme on peut le voir figure 9.19. Ceci entraine automatiquement la stabilisation des paramètres du fonctionnement des méristèmes. Ainsi, sur notre exemple, le paramètre de Bernoulli tend vers une valeur moyenne $b$ = 0,87 et la viabilité vers une valeur moyenne $c$ = 0,89 (figure 9.20). Les branches meurent en moyenne à 7 ans (= 0,87/(1 – 0,87)) ce qui dégage un houppier de volume stable.

Dans ces conditions, le développement et la croissance de l'arbre avec rétroaction qui se stabilisent deviennent comparables à ceux du modèle stochastique standard.

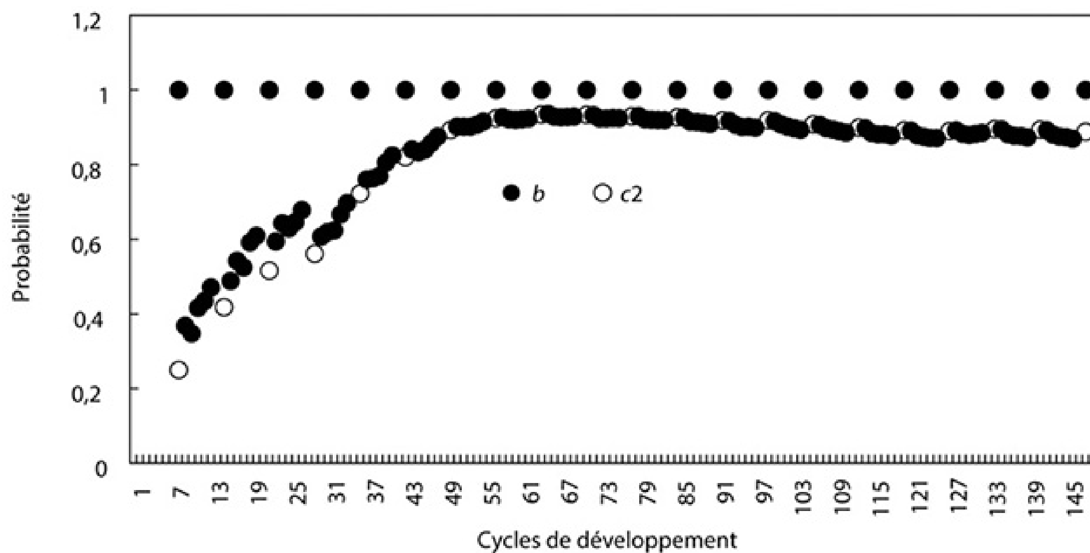



**Figure 9.20.** Évolution de la valeur moyenne des paramètres $b$ et $c_2$ du fonctionnement des méristèmes sur 20 ans.

Au départ les valeurs sont faibles car la graine ($Q0$ = 0,1) est petite. On observe la stabilisation de ces valeurs au-delà de 9 ans.

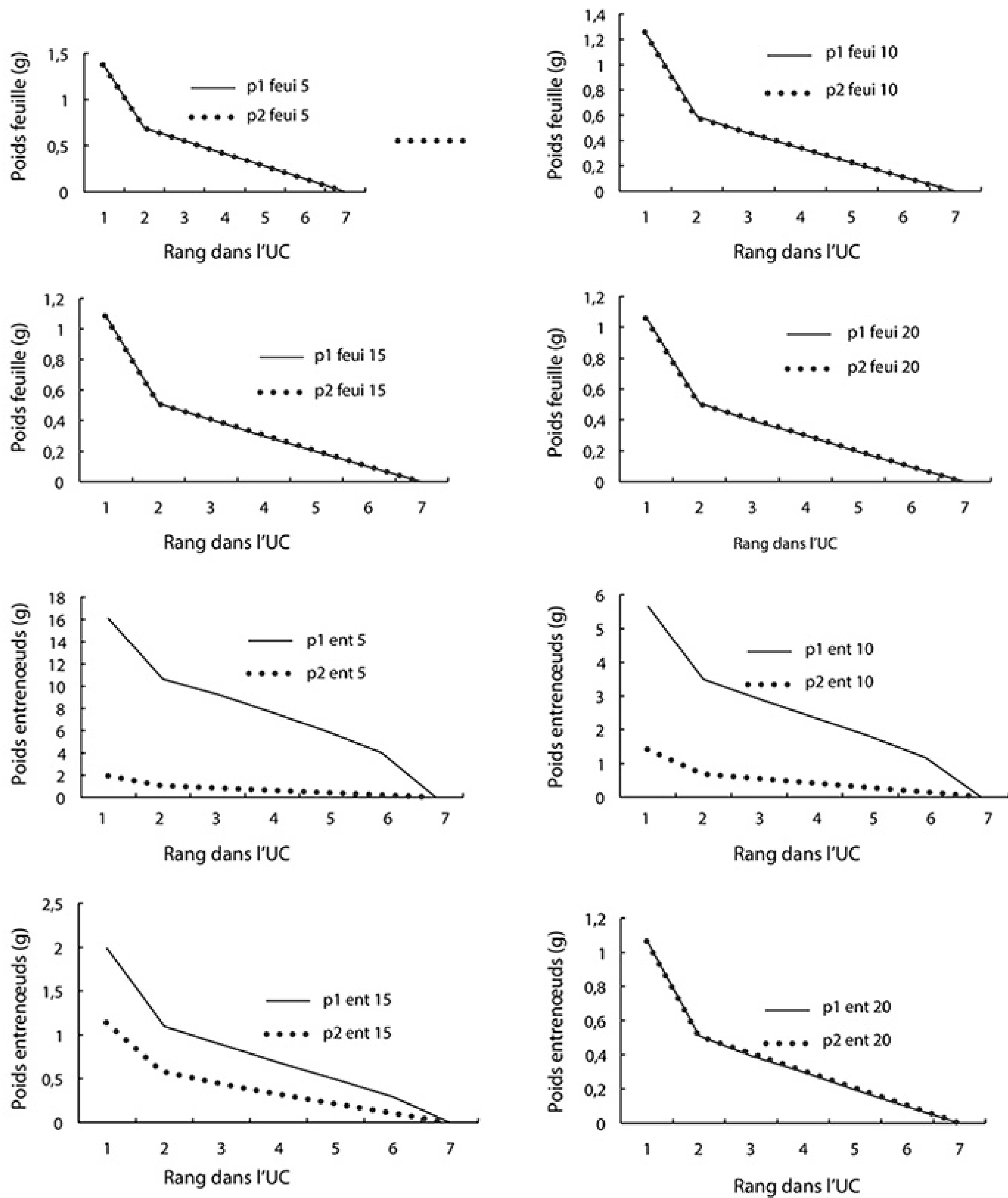



**Figure 9.21.** Séries organiques simples des organes des UC dans l'ordre de création par date tous les 5 ans pour les feuilles et les entrenœuds de la tige (p1) et des branches (p2) pour une plante computationnelle de 20 ans échantillonnée à 10 ans et 20 ans.

La figure 9.22 montre deux simulations aléatoires comparées à la structure potentielle.

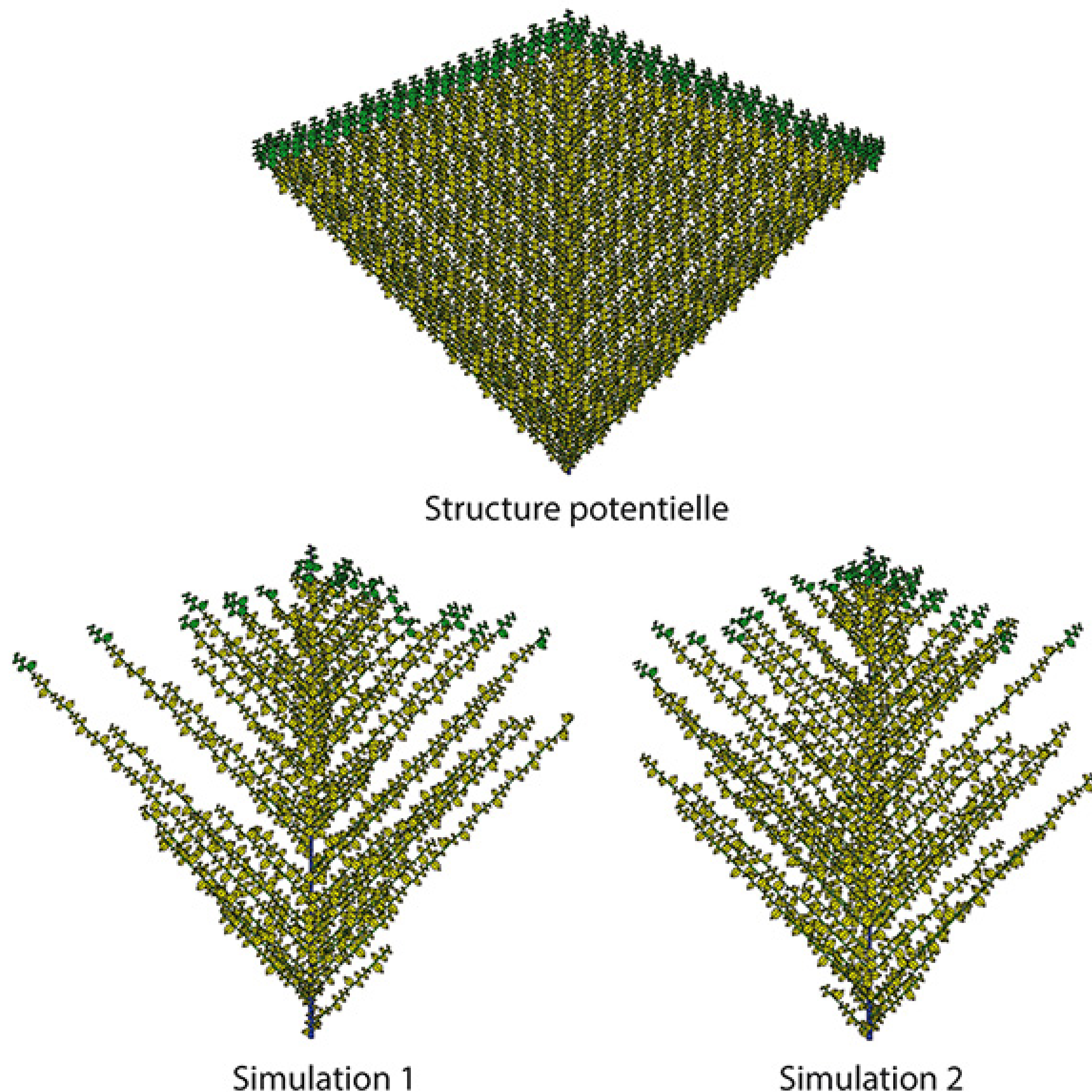



**Figure 9.22**. Deux arbres simulés en croissance limitée avec une rétroaction croissance développement et représentation de la structure potentielle (à droite) correspondante.

Les UC ont 6 phytomères, celles du tronc peuvent porter des branches. Seules les branches ont une mortalité qui est visible sur les simulations, les branches vivantes portent des feuilles vertes à leurs extrémités. La structure potentielle n’a pas d’entités vides, toutes les entités ont une probabilité d’existence.

Le système comporte quatre types de séries organiques par UC (tronc et branches avec feuilles et entrenœuds) dont seules celles restées vivantes sont utilisées. On affiche celles du tronc et des branches (figure 9.21) correspondant aux années de création 5, 10, 15, 20 ans. L'arbre a 20 ans. On notera que les feuilles des tiges et des branches ont les mêmes séries organiques dans les UC apparues au même âge car elles ont mêmes fonctions puits. Au contraire, les séries organiques des entrenœuds homologues des tiges et des branches sont différentes à cause de la croissance secondaire, sauf sur les UC terminales qui sont semblables, ce qui est conforme à la loi de Pressler (chapitre 8).

## Effet de l'environnement sur la croissance

L'environnement est représenté par deux paramètres : le paramètre *E* qui représente la lumière (normalisée à $E = 1$) et la densité *d* représentée par la surface disponible *Sd* sur laquelle on ajuste la surface de production ($Sp = Sd$). La diminution de la valeur de ces paramètres a pour effet de diminuer le nombre de phytomères et de branches par UC, et d'augmenter la mortalité des branches. On reproduit de façon plus fine les phénomènes simulés en mode déterministe (figure 9.23).

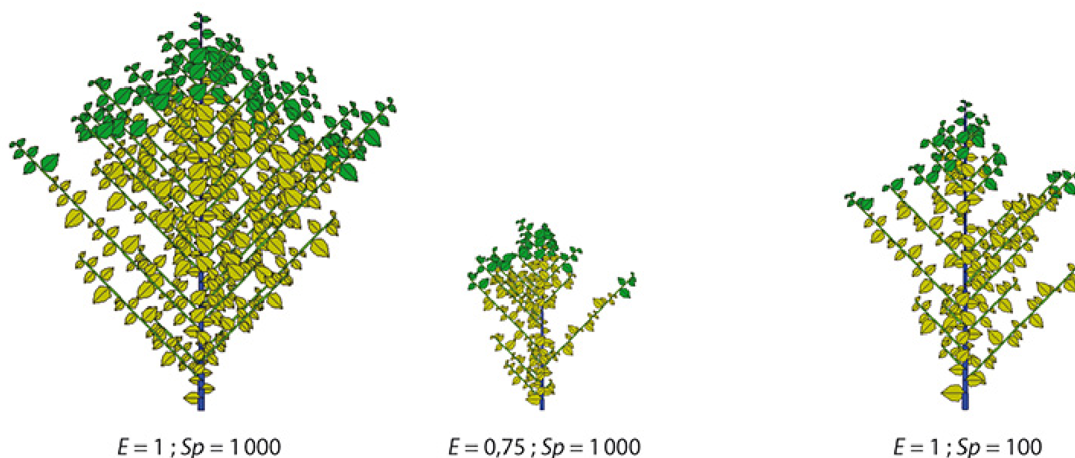



**Figure 9.23.** Effet de la réduction de la lumière et de la densité sur la rétroaction croissance-développement.

On affiche 3 simulations stochastiques issues de combinaisons de la lumière *E* et de la surface disponible *Sd*. La première plante est une autre réalisation de celle de la figure 9.22 à 8 ans. Dans les 2 autres cas, les UC se réduisent et la mortalité des méristèmes

axillaires s'accentue à cause de la diminution de la lumière ou de l'augmentation de la densité.

La réduction de la lumière diminue fortement la croissance. La rétroaction sur le développement réduit le nombre d'entrenœud par UC, le nombre de branche par UC et augmente la mortalité des branches. De même, plus la densité augmente, plus $Sd = 1/d$ est petit et plus forte est la mortalité des branches, ce qui ajuste automatiquement le développement de l'architecture à la surface disponible par arbre.

## Problème inverse sur les plantes à développement rythmique

Les plantes à développement rythmique fournissent deux types de séries organiques : simples et composées. À l'intérieur des UC, on observe des séries de phytomères (donc d'organes simples). Regroupés par UC, on observe des séries composées d'UC constituées de compartiments d'organes, le long des axes. Les UC étant synchrones, on peut établir les moyennes des séries organiques par année de création et par type d'axes. Le nombre de données devient vite important, mais on peut diminuer fortement le nombre de mesures à effectuer en ne sélectionnant que certaines années.

Il s'agit ici d'étudier, à l'instar des plantes à développement continu, s'il est possible de calculer en même temps les paramètres $K$ des méristèmes et les paramètres sources-puits des organes.

Pour illustrer ce type de calcul, nous reprenons le modèle d'arbre rythmique synchrone simple à 2 âges physiologiques du paragraphe précédent. Les simulations portent sur 6 années de croissance sur un échantillon de 30 plantes simulées.

On se place dans le cas où on estime les deux paramètres la combinaison, Bernoulli*mortalité. Les branches mortes issues des simulations ne sont pas prises en compte dans la constitution des séries organiques. Dans tous les cas, les séries organiques simples et composées sont bien ajustées.

Valeurs estimées des paramètres comparées aux valeurs originales

| | $r$ | $K_b$ | $K_c$ | $p_e$ | $p_c$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Valeurs | 15 | 50 | 10 | 1 | 1 |
| Estimations | 15,08 | 73,8 | 10,04 | 0,95 | 0,97 |

$p_e$ et $p_c$ sont respectivement les puits des entrenœuds et des cernes.

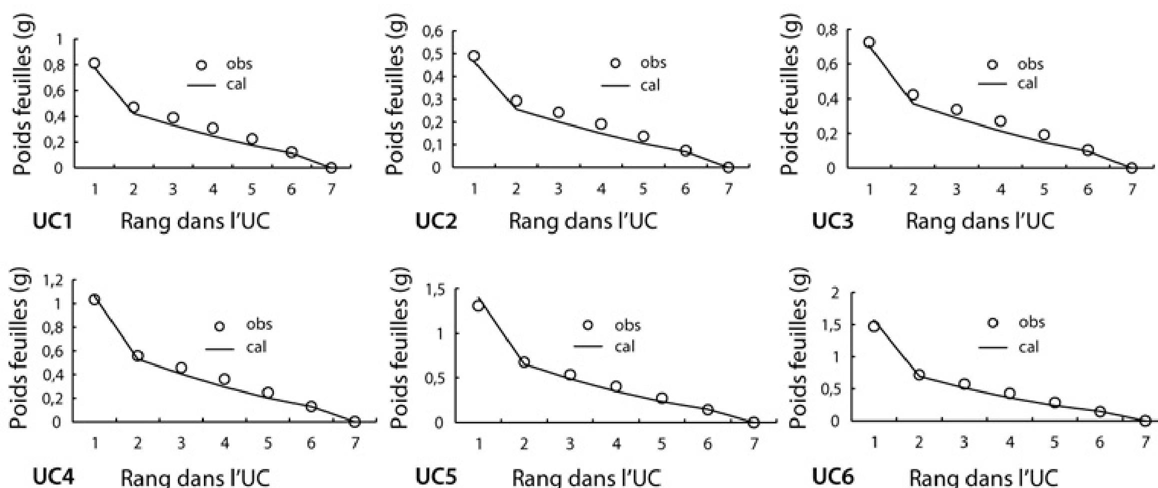
Mis à part le paramètre $K_b$ dont on ne récupère que l'ordre de grandeur, tous les autres paramètres sont bien estimés. Les ajustements des séries organiques issues de la simulation par celles respectives calculées à partir de la structure potentielle sont de bonne qualité.

On affiche, en figure 9.24a, les séries organiques des feuilles pour les six années de croissance. Étant donné que les âges physiologiques 1 et 2 ont les mêmes paramètres puits, les séries sont identiques sur les deux types d'axes, on n'affiche que celles du tronc.

Pour les entrenœuds, les séries organiques des tiges et des branches sont différentes à cause de la croissance secondaire. La surface d'un cerne est en effet proportionnelle au nombre de feuilles vivantes vues en amont (loi de Pressler, chapitre 8).

La figure 9.24b affiche les séries organiques des entrenœuds de la tige pour les six années de croissance. L'effet de la croissance secondaire qui est fort sur la tige, décroît logiquement de la base au sommet.

La figure 9.24c affiche les séries organiques des entrenœuds des branches de l'année deux à six. La première année, la tige n'a pas encore de branches. L'effet de la croissance secondaire sur les entrenœuds des branches est moins fort que sur la tige, car ils voient moins de feuilles en amont.



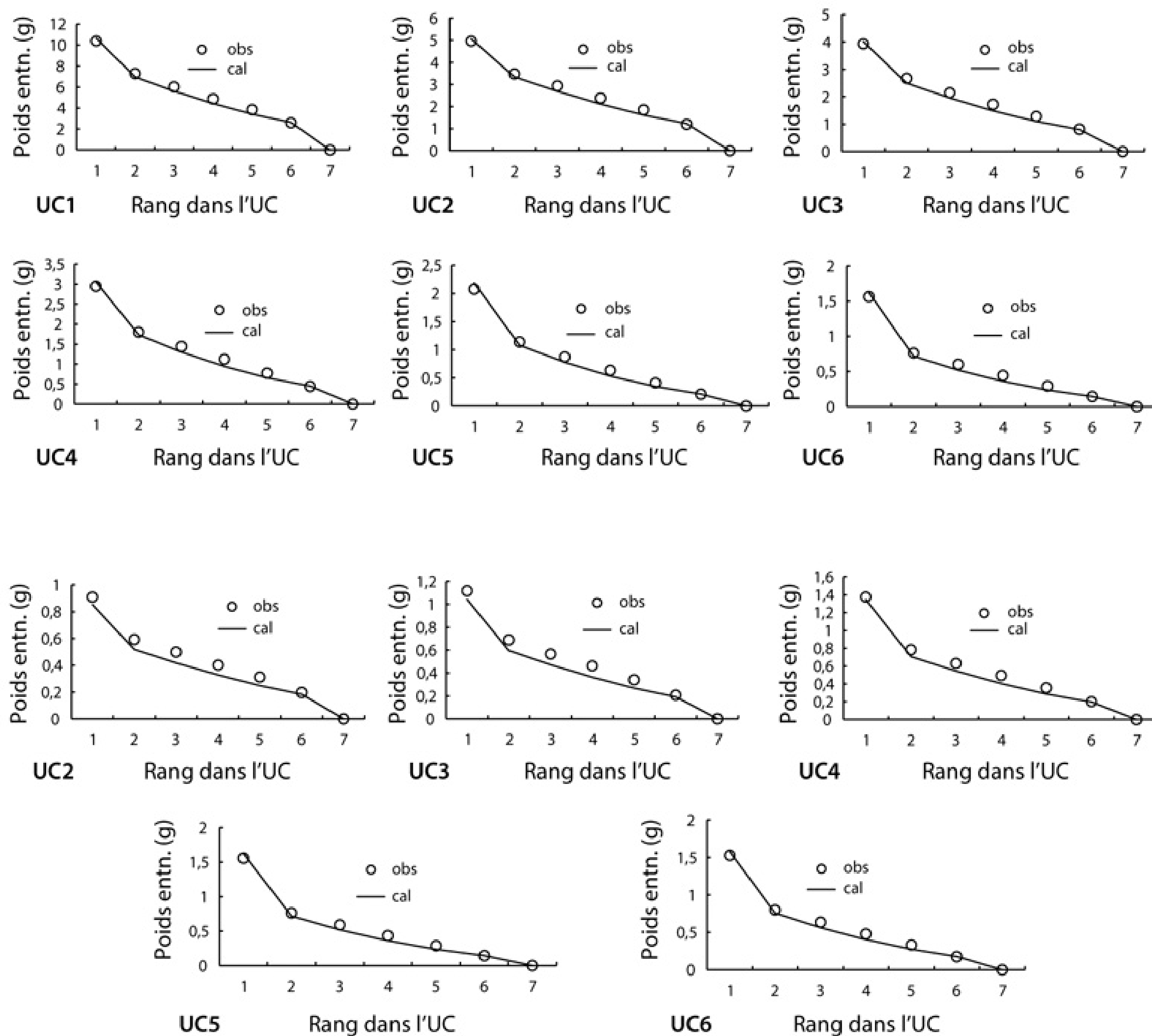



**Figure 9.24.** Biomasses simulées et théoriques allouées aux organes selon leur âge physiologique.

**a** : moyennes sur 30 simulations des séries organiques simples des feuilles (○) et valeurs calculées (lignes) dans les UC de la plante computationnelle théorique (construite selon la structure potentielle) de l'année 1 à l'année 6. **b** : moyennes sur 30 simulations des séries organiques simples des entrenœuds (○) et valeurs calculées (lignes) dans les UC de la tige de la structure potentielle de l'année 1 à l'année 6. **c** : moyennes sur 30 simulations des séries organiques simples des entrenœuds (○) et valeurs calculées (lignes) dans les UC des branches de la structure potentielle de l'année 2 à l'année 6.

À une échelle supérieure, la somme des poids des types d'organes ou compartiments par UC constituent des séries organiques composées. On perd le détail du fonctionnement des phytomères (figure 9.25).

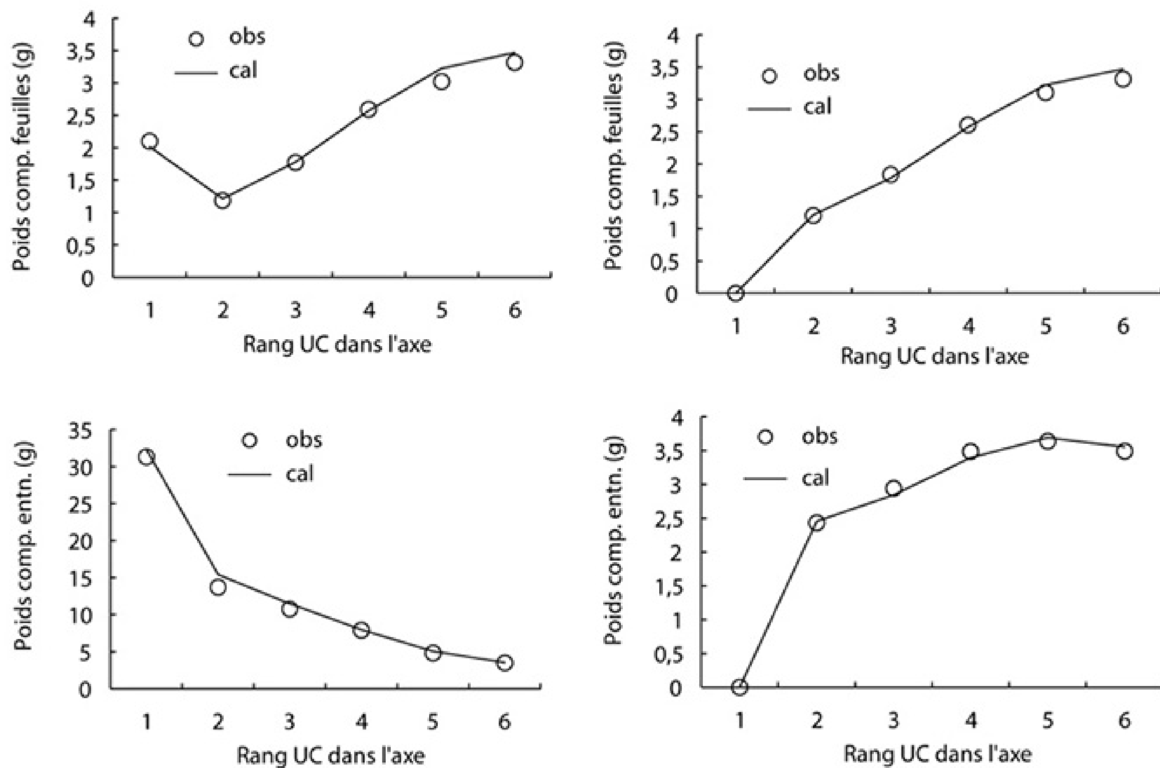



**Figure 9.25.** Moyennes sur 30 simulations des séries organiques composées des feuilles et des entrenœuds (○) et valeurs calculées (lignes) dans les UC des branches de la structure potentielle de l'année 1 à l'année 6.

Chaque point rassemble la somme des valeurs des figures 9.24 correspondantes.

À ce niveau, on ne peut plus calculer par méthode inverse les fonctions puits qui deviennent indéterminées. Si on se fixe, par exemple, des valeurs de puits constantes, alors les paramètres forces de puits peuvent être optimisés de façon à ajuster les compartiments.

À titre d'exemple, on affiche (figure 9.26) une simulation stochastique de la combinaison Bernoulli*mortalité avec la structure potentielle correspondante.

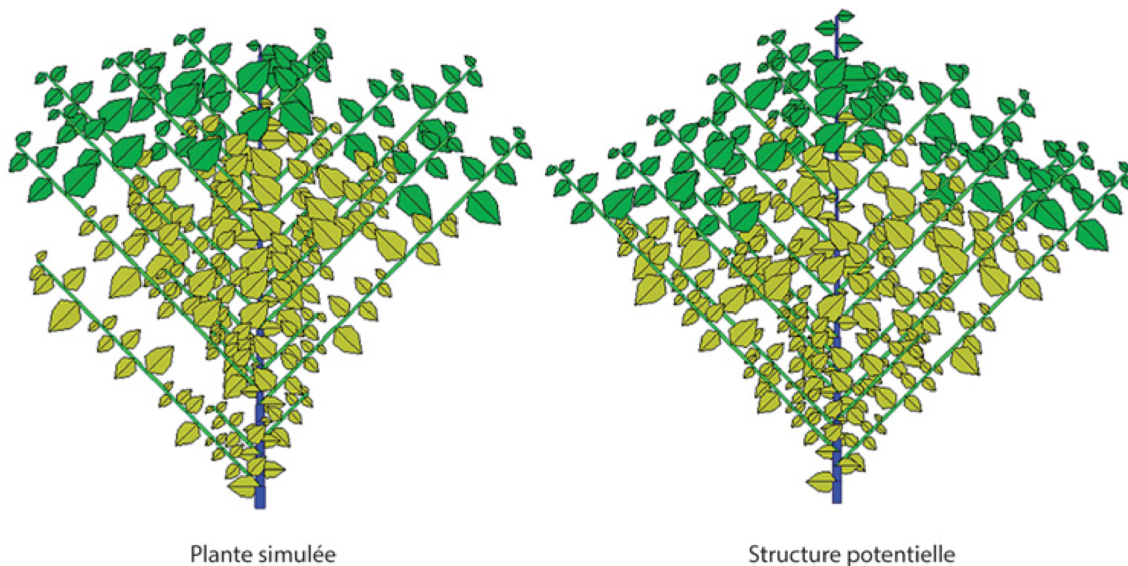



**Figure 9.26.** Une simulation stochastique de la plante à 6 ans et de la structure potentielle associée avec la combinaison Bernoulli*mortalité.

L'effet de la néoformation des UC est visible car les organes d'une même UC ont tous une taille différente.

Cet exemple montre que la notion de structure potentielle fonctionne plutôt bien également pour estimer les paramètres sources-puits des plantes à croissance rythmique. Il reste à réaliser des analyses de sensibilité et de bâtir des expérimentations agronomiques pour mieux cerner la formulation des paramètres des espèces étudiées.

## Interaction croissance fructification

La fructification introduit un puits majeur dans la demande de la plante. Sur les plantes à floraison terminale comme le tournesol, elle constitue en fin de croissance la totalité de la demande. Chez des arbustes comme le caféier, le poids des baies sur les branches peut atteindre cinq fois le poids des entrenœuds et des feuilles. L'interaction croissance-fructification modifie complètement le profil des séries organiques sur les axes. Le volume des organes le long de la tige dépend principalement de la position de l'apparition des fruits et de la forme de leur fonction puits, comme on le voit dans le chapitre 12 sur le concombre.

Le plus souvent, la fructification limite la croissance sans l'arrêter, comme on peut l'observer sur un caféier, une betterave ou un concombre : cela se traduit par une diminution de l'expansion des organes végétatifs. En revanche, une trop grande charge en fruits induit des avortements à cause d'une régulation physiologique. Cela se produit au stade floral chez un concombre ou un poivron dont les nouvelles fleurs, formées et fécondées, peuvent avorter en cours d'expansion, si la plante porte trop de fruits. Sur la tige, il y a alors des alternances de zones sans fruits et de zones avec fruits. Chez les arbres fruitiers, les fruits peuvent avorter pendant tous les stades du développement. Suite à une trop grosse charge en fruit, les avortements peuvent également toucher les méristèmes des axes végétatifs. En l'absence d'une régulation physiologique qui fait avorter une proportion de fruits pour sauver la croissance, la plante peut mourir. Chez le caféier, on constate de nombreux avortements sur les méristèmes terminaux des branches quand la charge en fruits est trop importante, phénomène connu sous le nom de *die-back*. Chez la variété *caturra* du caféier arabica, on est obligé de supprimer des fleurs à la première floraison, sinon de nombreux les méristèmes végétatifs avortent et la plante peut mourir. On traite ici les deux modes, déterministe et stochastique.

## Étude de la fructification dans le cas du développement déterministe

On reprend ici une étude antérieure (Mathieu, 2012) sur une plante computationnelle monocaule à floraison latérale. Dans cette étude, pendant la croissance, le déclenchement d'un fruit à partir d'une fleur se fait si une valeur seuil $T_f$ est dépassée dans l'expression :

$f_1 + f_2 \cdot Q/D > T_f$ (11)

On normalise la valeur $T_f$ à 1.

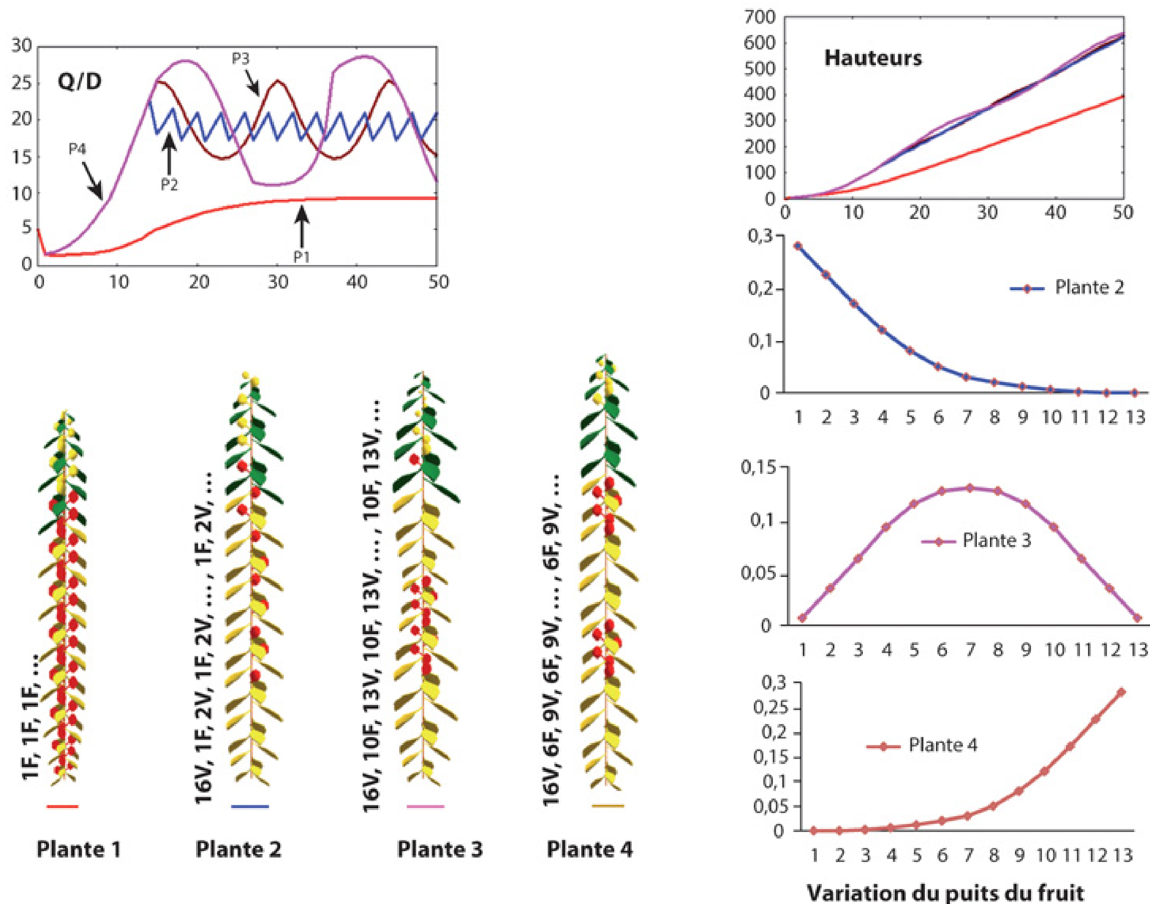



**Figure 9.27.** Alternances périodiques des zones avec (F) ou sans fruits (V) dépendant des fonctions puits chez une plante computationnelle monocaule.

Les listes avec ou sans fruits sont décrites associées aux tiges simulées. Le rapport *Q/D* oscille sous l'effet du franchissement du seuil de fructification. La première plante témoin fructifie sur chaque phytomère. Les autres ont des fructifications périodiques qui dépendent du seuil *Tf* et des formes des variations des fonctions puits (d'après Amélie Mathieu).

L'apparition du fruit augmente la demande ce qui implique en retour que l'expression (11) peut redescendre en dessous du seuil ce qui fait avorter le fruit suivant. Le système peut produire alors des alternances périodiques de phytomères avec (F) et sans fruits (V). Dans la figure 9.27, on procède à une croissance en mode limité. La durée de fonctionnement des feuilles est de 20 CD, la durée d'expansion des organes de 15 CD. Les feuilles et les entrenœuds ont une même fonction puits constante. La plante témoin P1 a une fonction puits constante et n'a pas de seuil de fructification. Chaque phytomère porte donc un fruit. Pour les autres plantes P2, P3, P4, on garde

la même fonction et on change les lois bêta des fonctions puits en gardant la même valeur de la force de puits, mais en faisant varier sa forme à travers les paramètres qui contrôlent donc la variation du puits.

Comme prévu, la plante P1 est la plus petite à cause de sa plus grande charge en fruits. Pour les autres plantes, le résultat de la simulation illustre qu'il faut un certain nombre de phytomères avant l'apparition du premier fruit, ce qui est bien observé chez les plantes. Après quoi, on observe des suites périodiques de zones avec (F) ou sans fruits (V) dont la nature dépend des paramètres de la loi de variation du puits des fruits.

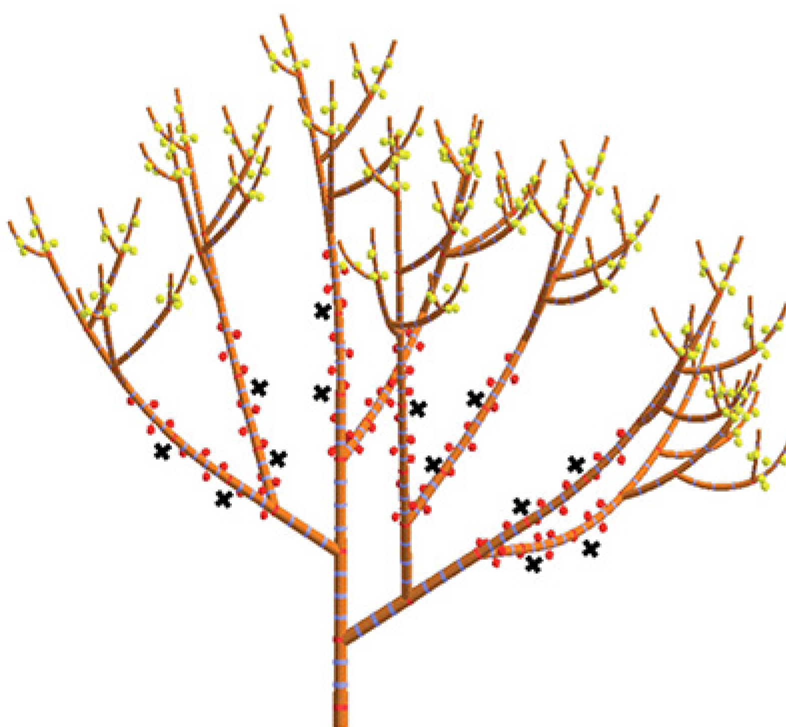


**Figure 9.28.** Simulation d'alternances de périodes végétatives et fructifères chez un arbre computationnel ramifié.

Les croix représentent les avortements des bourgeons axillaires. Les UC préformées de l'année, soit ramifient, soit fructifient, selon les réserves stockées en fin d'année précédente (d'après Amélie Mathieu).

Il est possible avec ce système de reproduire des alternances de fructification d'une année sur l'autre telles qu'on peut les observer parfois sur les arbres fruitiers ou forestiers (figure 9.28).

On décrit, de manière similaire, le déclenchement de l'activité des bourgeons axillaires à l'aide d'une fonction seuil du type $s_1 + s_2 \cdot Q/D > T_b$ et, comme ci-dessus, on décrit la création du fruit via une fonction seuil du type : $f_1 + f_2 \cdot Q/D > T_f$. Selon les valeurs des seuils respectifs $T_b$ et $T_f$ et des paramètres associés qui activent le fonctionnement des méristèmes ou l'expansion des fruits, il est possible de simuler l'alternance de la fructification et de la ramification d'une année sur l'autre. Comme cela s'observe fréquemment chez les arbres fruitiers et forestiers.

## Étude de la fructification dans le cas stochastique

Dans le cas stochastique, la notion de seuil devient une valeur confrontée à un nombre aléatoire. On désigne par : $f_{(Q/D)} = \frac{K_f \cdot (Q/D)}{1+K_f \cdot (Q/D)}$ la fonction seuil qui est la probabilité de déclenchement de l'expansion d'un fruit à sa naissance, en fonction de l'offre sur la demande. Cette probabilité multipliée par le puits exprime la demande du fruit.

On s'intéresse dans cette section aux combinaisons possible entre la fructification et la croissance, libre ou limitée. Pour simplifier, on suppose ici que la fructification est sans effet sur le processus de Bernoulli qui contrôle le fonctionnement des méristèmes végétatifs (le paramètre *b* vaut 1).

### Cas de la croissance libre d'une plante monocaule qui fructifie

Pour éviter des aspects de compétition, on fixe *Sp* très grand, et l'on fixe par ailleurs les paramètres suivants : $Q0 = 1$, $E = 1$, $r = 55$, $t_x = t_a = 10$. Les puits sont constants pendant la période d'expansion et valent respectivement $P = 1$, 0,5 et 1 pour les feuilles, les entrenœuds et les fruits. Notons que le système n'est pas équilibré car l'expression d'équilibre $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$ n'est pas vérifiée. Si tous les phytomères portaient un fruit ($K_f$ très grand), la croissance s'amortirait et à terme disparaîtrait. Sans aucun fruit ($K_f = 0$) au contraire, la croissance s'emballerait exponentiellement.

On procède à 50 simulations en fixant $K_f = 20$. La figure 9.29a affiche 3 simulations stochastiques sur 20 cycles de croissance. Les fruits sont

apparemment disposés au hasard. Si on prolonge la simulation sur 90 cycles dans une large gamme de variation du paramètre $K_f$ (figure 9.29b), on constate de façon surprenante que le système s'équilibre de lui-même pour l'offre et la demande car il élague ses fruits pour sauver la croissance libre à l'équilibre. La production de biomasse par cycle ($Q$) se stabilise donc, sauf si $K_f$ devient trop grand (la plante ne peut plus éliminer les fruits), ou s'il est trop petit (sans fruit en croissance libre la croissance s'emballe). La figure 9.29c montre l'équilibre atteint par l'offre et la demande et pour $K_f = 20$. Cette caractéristique constitue une propriété émergente du système.

Enfin, si l'on compare les séries organiques moyennes des feuilles, des entrenœuds et des fruits issues des 50 simulations pour 30 cycles de croissance avec celles respectives issues de la plante potentielle on constate un bon accord (figure 9.29d). La structure potentielle prévoit bien une fois de plus le comportement moyen des simulations.

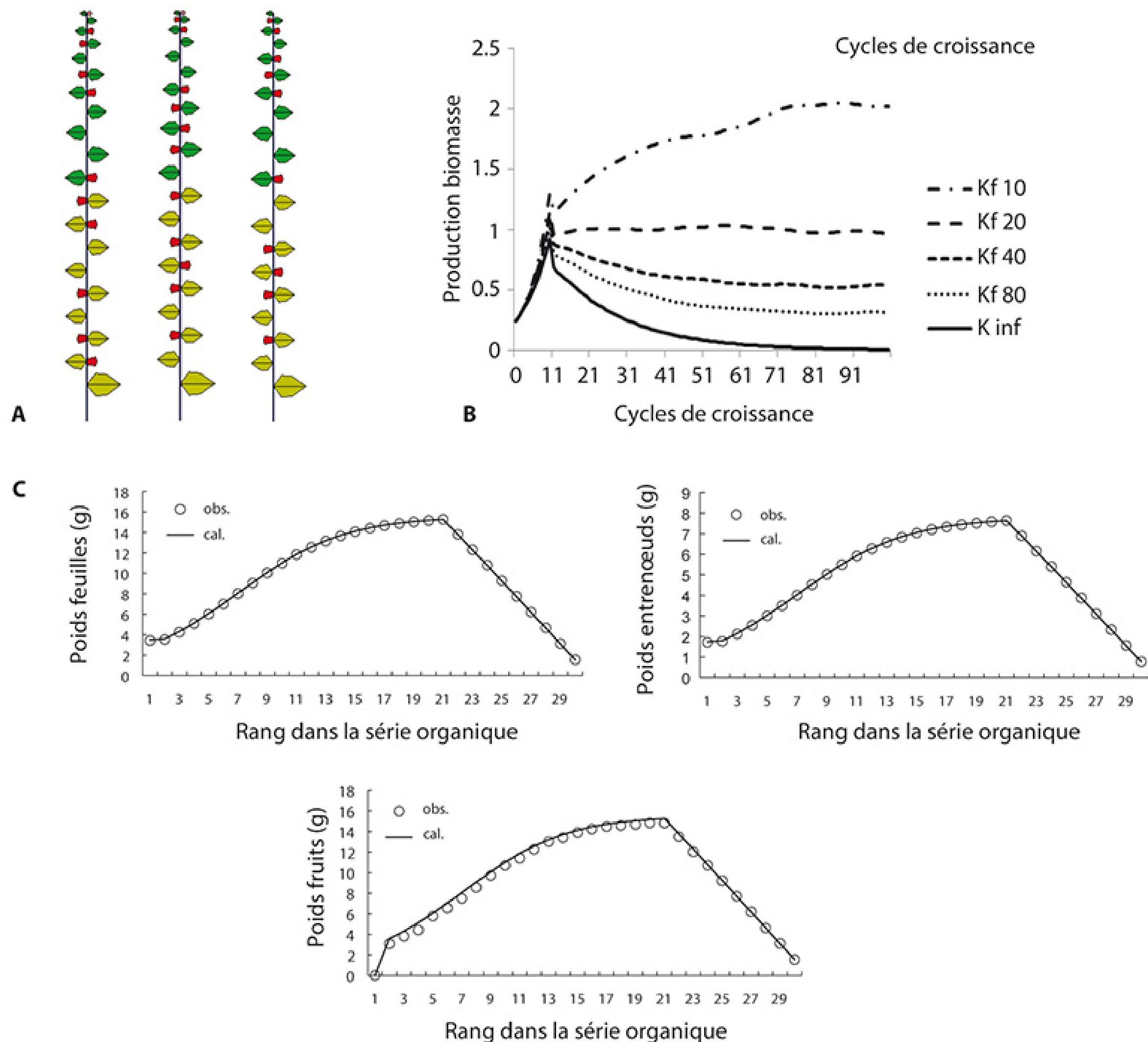



**Figure 9.29.** Modélisation de la fructification en croissance libre d'une plante monocaule avec rétroaction de la fructification sur la croissance.

**a** : trois simulations stochastiques à 20 cycles de croissance, montrant la dispersion des fruits. Chaque plante montre des alternances aléatoires de séries de phytomères avec fruits et sans fruits. **b** : stabilisation de la production *Q* quand $K_f$ varie sur une croissance de 90 cycles. Si $K_f$ est nul (pas de fruits), la croissance sera exponentielle croissante ; si $K_f$ est très grand, il y a un fruit sur chaque phytomère et la croissance décroît exponentiellement. Pour toute autre valeur, un équilibre se produit. La plante avorte ses fruits pour sauver l'équilibre de production en croissance libre. **c** : stabilisation de l'offre et la demande sur 20 cycles de croissance pour le cas $K_f$ = 20. La demande sature nécessairement à cause de la durée d'expansion limitée des organes. **d** : comparaison entre les séries organiques simulées (○) pour 50 simulations sur 30 cycles et celles calculées (lignes) par la structure potentielle. La série organique des fruits est plus bruitée car il manque des fruits au hasard sur les phytomères.

### Cas de la croissance limitée d'une plante monocaule qui fructifie

Les valeurs retenues pour les paramètres sont les mêmes que pour le paragraphe précédent sauf pour $r = 25$, $Sp = 1000$ et $K_f = 1$. Le système est plus simple que pour la croissance libre. La demande sature nécessairement à cause de la durée d'expansion limitée des organes et l'offre est limitée par la valeur de *Sp*. Il s'ensuit que le rapport *Q/D* tend vers une limite et la fonction se stabilise donnant le pourcentage attendu de phytomères portant un fruit. L'accord entre les séries organiques simulées et celles issues de la structure potentielle est bon (figure 9.30).

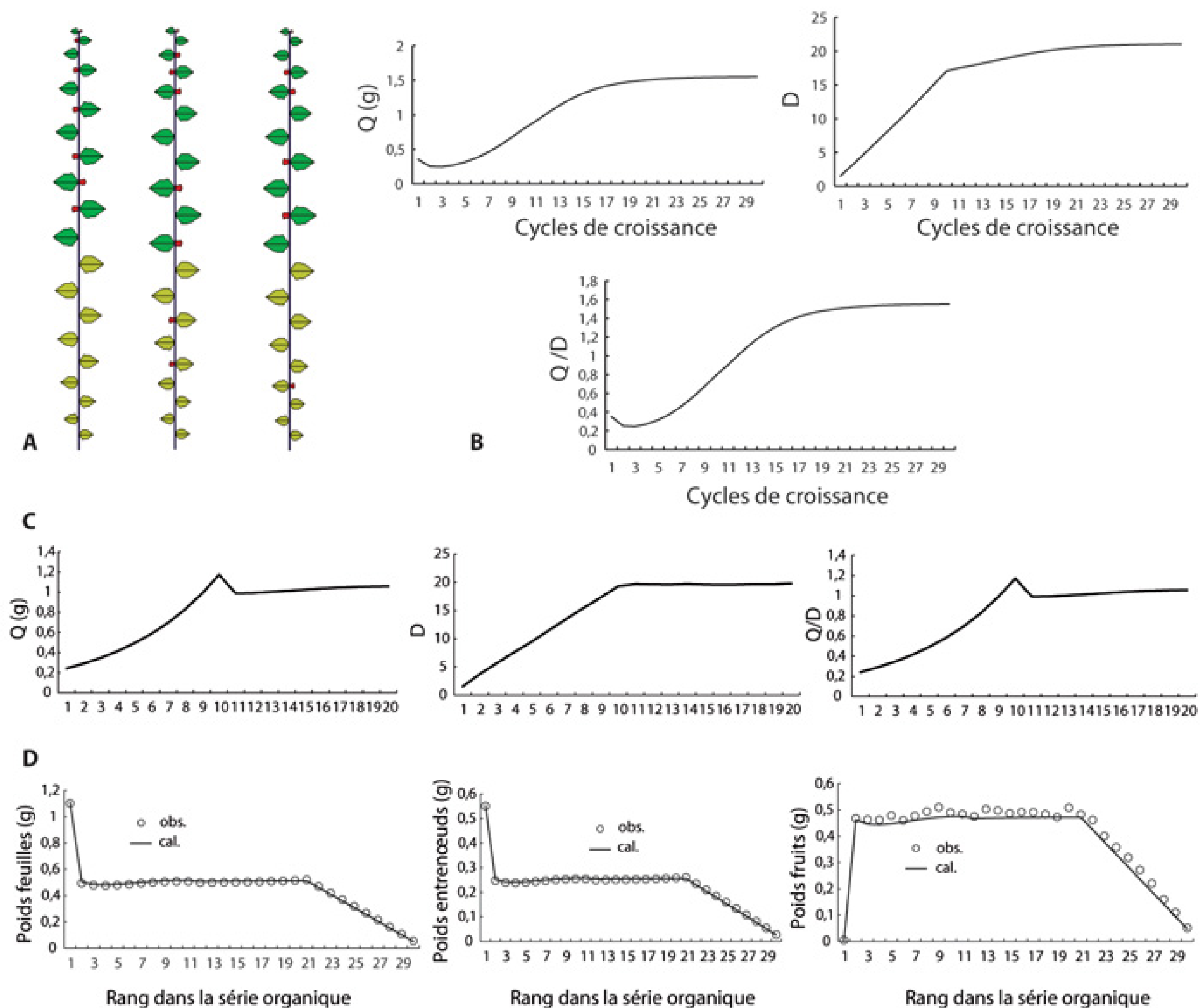



**Figure 9.30.** Modélisation de la fructification en croissance limitée d'une plante monocaule avec rétroaction de la fructification sur la croissance.

**a** : trois simulations aléatoires à 20 cycles. **b** : stabilisation de l'offre et la demande sur 20 cycles de croissance. La demande ne peut dépasser la valeur imposée par la durée d'expansion des phytomères et l'offre atteint une limite imposée par *Sp*. En conséquence *Q/D* se stabilise et donc aussi la probabilité de porter un fruit pour un phytomère. **c** : comparaison des séries organiques simulées (points) et calculées (lignes) par la structure potentielle.

## Étude de la fructification d'une plante à croissance continue et ramifiée

Pour une plante ramifiée, la condition pour que la croissance libre soit équilibrée si la condition $(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$ est vérifiée, est qu'il faut que le nombre de phytomères par branche soit limité (chapitre 5). En condition stochastique standard (chapitre 6), il suffit qu'il y ait une viabilité affectée aux méristèmes des branches pour produire le même résultat, car la mortalité des branches stabilise le nombre de phytomères fonctionnels. On étudie ici la rétroaction induite par la fructification sur le développement des branches.

### Cas de la croissance libre d'une plante ramifiée qui fructifie

On s'intéresse ici à un arbuste comme le caféier. Les fruits sont portés par les tiges et les branches. Sur ces plantes, il existe un phénomène courant appelé *die back* caractérisé par un avortement des branches et qui est lié à l'évidence à une surcharge en fruits. Pour simuler le phénomène, il suffit d'ajouter une fonction viabilité aux méristèmes des branches : $c_{(Q/D)} = \frac{K_c \cdot (Q/D)}{1 + K_c \cdot (Q/D)}$.

Il importe de rappeler que seules les séries organiques des branches vivantes simulées sont analysées et comparées à leurs homologues de la structure potentielle.

La figure 9.31 montre des simulations de la croissance libre avec ou sans fruits. On choisit $r = 55$, *Sp* très grand, $\varepsilon = 0{,}05$, $Q0 = 1$, $t_a = t_x = 10$, puits des organes $p_o = 1$, 0,5, 1 respectivement pour les feuilles, les entrenœuds et les fruits pour les phytomères des tiges et des branches. Le coefficient de mortalité pour le méristème de la branche est fixé à $K_c = 500$ et le coefficient d'élagage des fruits vaut $K_f = 100$. Compte tenu des valeurs choisies pour les paramètres fonctionnels, la condition d'équilibre

$(t_a + 1) \cdot E = 2 \cdot A$ n’est pas réalisée et la croissance ne peut être à l’équilibre si les phytomères des branches soit ne porte pas de fruit (elle croît exponentiellement), soit porte obligatoirement un fruit (elle décroît exponentiellement). En effet, si on supprime les fruits, l’équilibre est rompu, la croissance s’emballe et les avortements des méristèmes tendent à disparaître comme on peut le voir sur la figure 9.31a (plante sans fruit). Si on impose un fruit à chaque phytomère, la croissance va disparaître selon une décroissance géométrique, avec en même temps une forte mortalité des branches (figure 9.31a). La comparaison entre les deux simulations avec et sans fruits montre clairement l’influence de la demande des fruits sur l’avortement des méristèmes des branches. C’est le *die back*.

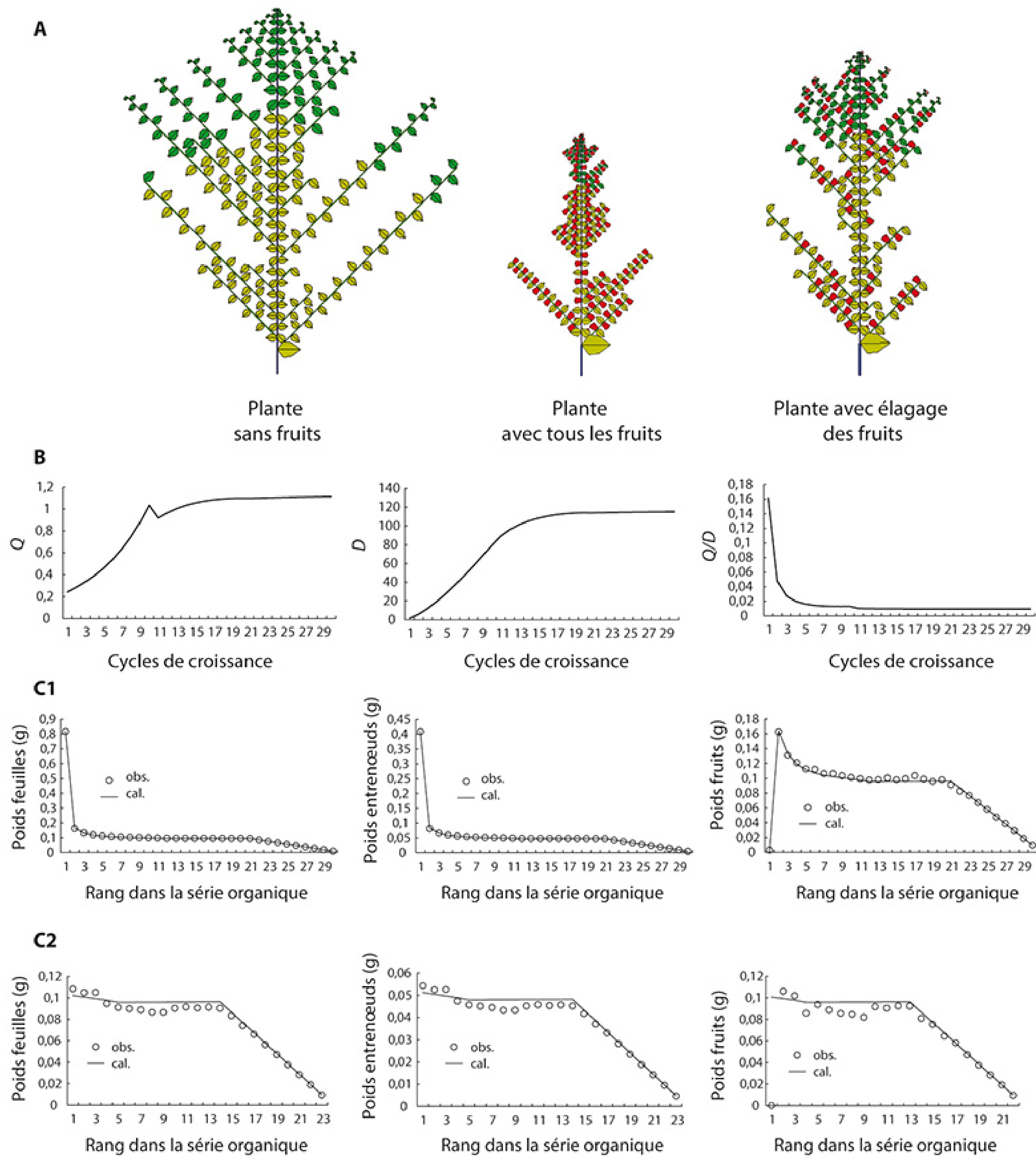



**Figure 9.31.** Interaction croissance libre et fructification dans la plante ramifiée et simulant le phénomène du *die-back*.

On procède à 30 simulations stochastiques pour 30 CD de croissance. **a** : plante à gauche, simulation stochastique sans fruit. En l'absence d'un fruit à chaque phytomère, on a $(t_a + 1) \cdot E > 2A$ et la formule n'est pas équilibrée : la croissance s'emballe. Les avortements des branches, fréquents en début de croissance, vont tendre à disparaître car le rapport *Q/D* croît, ce qui supprime la mortalité des branches qui vont se développer indéfiniment. Plante au milieu, simulation dans laquelle on impose un fruit à chaque

nœud. La croissance va décroître indéfiniment car on a : $(t_a + 1) \cdot E < 2A$. Plante à droite, simulation où on donne la valeur $K_f$ = 100 au coefficient qui donne la probabilité d'apparition d'un fruit sur un nœud en fonction de *Q/D*. On constate que le rapport *Q/D* va se stabiliser ce qui donnera une longueur de branche moyenne à l'avortement du méristème terminal dépendant des paramètres $K_c$ et $K_f$. Le système s'équilibre donc de façon à ce que la croissance libre stabilisée soit maintenue. La fructification diminue le nombre d'entrenœuds des branches par rétroaction en augmentant la mortalité des méristèmes. C'est le phénomène du die back. **b** : stabilisation de l'offre et la demande sur 30 cycles de croissance. **c1** (pour les tiges) et **c2** (pour les branches) : les moyennes des séries organiques simulées s'ajustent à celles issues de la structure potentielle. Ceci est dû à la stabilisation du rapport *Q/D* qui rapproche le modèle avec rétroaction du modèle standard.

Si on donne aux puits une fonction d'intensité de fructification de type $f_{(Q/D)} = \frac{K_f \cdot (Q/D)}{1 + K_f \cdot (Q/D)}$ et une valeur au coefficient $K_f$ (ici, $K_f$ = 100), on constate que la demande va se stabiliser car les fruits vont avorter et sauver ainsi le développement et la croissance, en liaison avec la mortalité des méristèmes des branches. La demande tend ainsi vers une valeur limite. On observe ici un mécanisme automatique pour maintenir une charge en fruit compatible avec la croissance en jouant sur les avortements des méristèmes et des fruits. En corolaire, on constate que les moyennes des séries organiques simulées s'ajustent à celles issues de la structure potentielle grâce à la stabilisation du rapport *Q/D* qui rapproche le modèle avec rétroaction du modèle standard (figures 9.31c1 et 9.31c2 )

### Cas de la croissance limitée d'une plante ramifiée qui fructifie

On garde les mêmes valeurs pour les paramètres fonctionnels, mais on porte la résistance *r* et la surface de projection *Sp*, respectivement aux valeurs *r* = 30 et *Sp* = 500. Comme l'offre *Q* sature nécessairement, il s'ensuit que *Q/D* va décroître et donc accentuer la mortalité jusqu'à un équilibre offre/demande. Même sans fruit, le système est équilibré. La fructification abaisse la production de biomasse et accentue la mortalité des branches. Les séries organiques simulées et calculées s'ajustent correctement (figure 9.32).

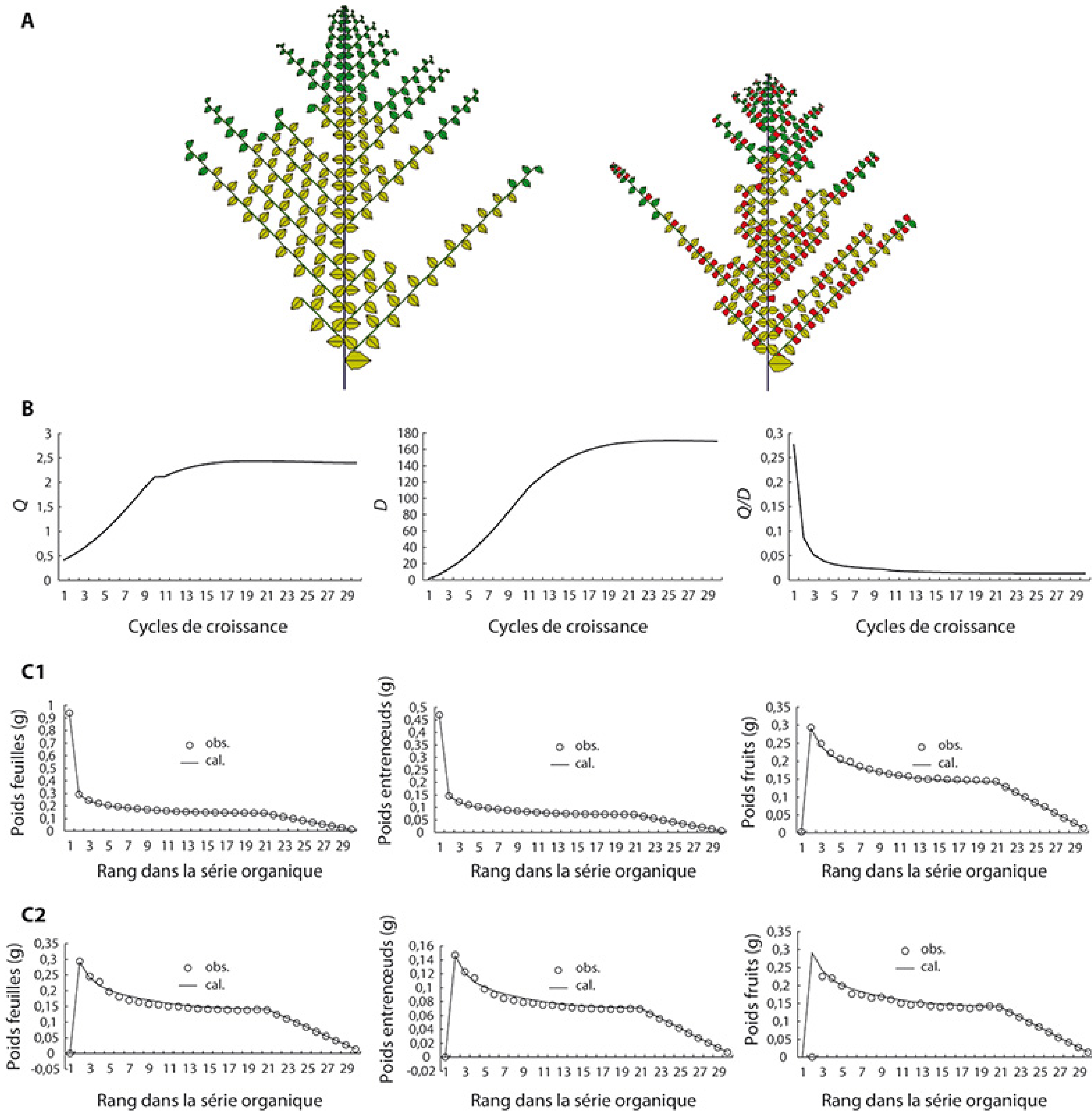



**Figure 9.32.** Interaction croissance limitée et fructification dans une plante ramifiée et simulant le phénomène du *die back*.

Le coefficient de mortalité pour le méristème de la branche est fixé à $K_c$ = 500 et celui du taux de fructification $K_f$ = 100. On procède à 30 simulations stochastiques pour 30 CD de croissance. Ici *Sp* contraint la limite de la croissance et du développement. **a** : plante de droite, simulation sans fruit, la mortalité des branches est installée. Plante de gauche, simulation avec fruit, la fructification réduit à la fois la croissance et le développement en augmentant la mortalité des méristèmes et des fruits. **b** : stabilisation de l'offre et la demande sur 30 cycles de croissance. **c1** (pour les tiges) et **c2** (pour les branches) : les moyennes des séries organiques simulées s'ajustent à celles issues de la structure

potentielle. Ceci est dû à la stabilisation du rapport *Q/D* qui rapproche le modèle avec rétroaction du modèle standard.

## ⏩ À retenir

Dans ce chapitre, une étude approfondie sur les plantes à croissance continue ou rythmique a été menée. Cependant, elle est restée limitée à des modèles architecturaux simples. Les probabilités de l'activité des méristèmes sont ici dépendantes de l'offre sur la demande pour le développement, la mortalité et la ramification des axes : il y a donc *ipso facto* une rétroaction de la croissance sur le développement. L'étude a porté principalement sur les modes de croissance libre et limitée dont on connaît par référence les comportements en croissance pour les modèles déterministe et stochastique standards (chapitres 5 et 6). Rappelons que dans ces versions de GreenLab, le développement est forcé, même si on peut le modifier à chaque étape.

Dans le modèle déterministe, on peut limiter le développement des branches à des valeurs indexées sur l'âge physiologique. Après un certain temps, il se forme un houppier vert, stabilisé quand la mortalité des branches compense leur renouvellement. Dans le modèle stochastique standard, la mortalité des méristèmes entraîne aussi mécaniquement un élagage des branches qui à terme compense leur renouvellement. Dans les deux modèles, la demande finit donc par se stabiliser.

Ce phénomène induit aussi dans la croissance libre une stabilisation de l'offre si la relation d'équilibre $\frac{(t_a+1)}{2} \cdot \frac{E}{A} = 1$ est vérifiée. Le rapport *Q/D* se stabilise également, ce qui entraine une stabilisation des séries organiques décrites à partir du sommet des axes vivants. Dans la croissance limitée, l'offre se stabilise quelle que soit la demande, ce qui fait que le rapport *Q/D* se stabilise automatiquement si *D* tend vers une limite. Mais qu'en est-il pour les modèles avec rétroactions dans lesquels le développement interagit avec la croissance ?

Il existe de fait une limite au développement dans ces modèles qui est imposée par la structure potentielle. Compte tenu du pas de développement (le phyllochrone), un axe a un nombre de phytomères limité par le temps. Si tous les méristèmes fonctionnaient, on remplirait totalement la structure

potentielle. Cette remarque établit que les modèles stochastiques standard et avec rétroaction partagent la même structure potentielle. Mais la stratégie d'exploration est différente. Dans le modèle standard, on connaît à l'avance pour chaque nouvelle cohorte les probabilités associées à la création de ses phytomères et qui sont programmées par l'automate botanique. Dans le modèle avec rétroaction, ces probabilités doivent être calculées à chaque cycle, en fonction de l'offre précédente et de la demande courante.

Sur le modèle à croissance continue et ramifié, l'étude a montré que les conclusions sur les modèles déterministes ou stochastiques standards restent valides, moyennant des aménagements, selon le nombre de combinaisons stochastiques des fonctionnements des méristèmes (croissance, viabilité, ramification) qui entrent en jeu. La condition $(t_a + 1) \cdot E = 2A$ qui induit la stabilisation de l'offre en croissance libre est opérante en général, mais elle peut donner lieu à des oscillations, stables dans le cas déterministe qui fonctionne avec des seuils.

Si des rythmes périodiques apparaissent en mode déterministe, le phénomène devient plus diffus en mode stochastique. On retrouve, sans qu'il soit nécessaire de forcer le développement, les effets de base qui sont courant chez les végétaux en ce qui concerne la mise en place de la ramification et l'évolution de la mortalité des branches. Une fois la croissance achevée, on obtient a posteriori une liste des valeurs numériques prises par les probabilités associées au développement, à la mortalité et à la ramification. Si ces listes sont injectées dans le modèle stochastique standard, on obtiendra la même population de plantes stochastiques que celles issues du modèle avec rétroaction, mais cette fois avec un développement forcé. Cela montre les affinités entre les deux modèles, bien que l'un soit par nature adaptatif et l'autre fixé.

Le résultat le plus intéressant est sans doute le fait que l'on peut retrouver, à partir des séries organiques et par méthode inverse, à la fois les paramètres fonctionnels des relations sources-puits et les paramètres liés au développement stochastique des méristèmes. Ceci permet d'éviter, en théorie, la phase dite de l'analyse des cimes exposée au chapitre 11. Néanmoins, sur des échantillons de taille raisonnable, on ne retrouve par estimation que l'ordre de grandeur des paramètres stochastiques, bien que les paramètres des relations sources-puits soient correctement estimés. Il n'en reste pas moins surprenant et encourageant que dans les séries

organiques, on puisse extraire les paramètres liés au développement en même temps que ceux liées à la croissance. Il y a une prégnance forte du fonctionnement stochastique du développement sur les profils des séries organiques.

Dans le cas d'un modèle d'arbre à croissance rythmique, le phénomène est plus complexe et à double échelle. Il n'est pas possible dans le cas restreint de ce chapitre d'étudier tous les cas envisagés dans le chapitre 6 et qui recouvrent une grande partie de la diversité du développement de l'architecture des arbres. Ici on se limite au cas monocyclique. Il s'ajoute comme difficulté supplémentaire un problème numérique lié à la puissance limitée des logiciels et des micros ordinateurs. Dans sa programmation en Matlab, le programme Gloups ne permet guère d'aborder des arbres au-delà de dix ans de croissance. On ne pouvait donc ici raisonnablement qu'étudier la croissance dans le stade juvénile, dans lequel se manifestent les effets de base. Cependant, on retrouve bien tous les résultats déjà obtenus dans la version déterministe du modèle GreenLab et qui est simulée par les logiciels Digiplante et QingYuan. Le fait que, dans ces premières versions, le contrôle du fonctionnement des méristèmes soit indirect ne modifie pas qualitativement les effets des rétroactions croissance-développement sur l'architecture.

Les simulations conduites sur la croissance des plantes rythmiques ramifiées restituent bien la plasticité architecturale que l'on peut observer dans la nature, comme en particulier les effets de base qui conditionnent l'augmentation progressive de la taille des UC, de la mise en place de la ramification et la stabilisation à terme de la mortalité. Nous illustrons que les effets de l'environnement $E$ et de la densité ($1/Sp$) modifient complètement le développement de l'arbre. On retrouve le port colonnaire ou le port en boule observés chez les arbres selon la densité de plantation ($1/Sp$).

L'introduction de la fructification dans le système plante ajoute encore à la diversité des réactions dans les phénomènes d'interaction croissance-développement. Des régulations s'installent et permettent à la croissance de se maintenir grâce à l'avortement des fruits et des méristèmes végétatifs. Bien que la méthode inverse n'ait pas été testée sur l'estimation des paramètres avec la présence de fruits, la qualité des comparaisons entre les

séries organiques simulées et calculées augure favorablement de sa faisabilité.

Le sujet est cependant trop vaste pour pouvoir être traité de façon exhaustive dans un seul chapitre d’ouvrage. Nous nous sommes limités, pour le cas des arbres, à des modèles ramifiés à croissance rythmique dont les UC ne font qu’une seule vague de croissance. Malgré cette limite, cette étude permet d’appréhender la manière dont tous les cas particuliers (polycyclisme, pré-néoformation, anticipés) du chapitre 8 peuvent être traités pareillement, ce qui a été réalisé avec succès mais non exposé dans cet ouvrage.

# Chapitre 10

# Fertilité des fleurs et production de graines

PHILLIPE DE REFFYE

Jean-Paul Parvais, Guy Mossu, Didier Paulin, René Lecoustre, Christian Cilas, Fabienne Ribeyre, BaoGui Zhang, XiuJuan Wang, Amélie Mathieu, Alexandra Jullien, Jean-Marie Allirand, Paul-Henri Cournède, YunTao Ma ont contribué à ce chapitre.

La modélisation de la production de fruits, basée sur la croissance et l'architecture végétale, est abordée aux chapitres 9 et 12 de cet ouvrage. Elle dépend du nombre de fleurs, produit par phytomère et par cohorte, et du modèle architectural avec ses lois de croissance, de ramification et de mortalité qui donnent les nombres et le calibre des fruits.

Dans le cas des plantes à graines, le nombre de graines issues d'une fleur dépend de trois facteurs : le nombre d'ovules par ovaires, le taux de transformation d'ovules en graines et l'abondance du pollen. Les variations présentes dans chacun de ces facteurs font que le nombre de graines par fleur suit une distribution statistique, constituée de lois composées. L'étude de ces distributions permet de caractériser la fertilité des fleurs avec un petit nombre de paramètres, qui représentent autant de composantes du rendement en graines à caractère génétique ou environnemental.

Du fait de la sélection, les plantes cultivées ont généralement une bonne fertilité, mais celle-ci est souvent altérée chez les hybrides interspécifiques. Identifier précisément les paramètres qui caractérisent cette fertilité permet de mieux agir sur la sélection. La sous-pollinisation est aussi un facteur de baisse de rendement et la quantifier permet de la séparer des effets dus à la fertilité.

Si les observations sont utiles pour connaître les phénomènes qualitatifs (avortement des ovules, présence ou absence du pollen sur les stigmates des pistils), certains mécanismes ne peuvent être mis en évidence qu'à partir d'un modèle mathématique, en raison de la perturbation qu'ils occasionnent sur la normalité attendue. La distribution du nombre de graines dans les fruits contient l'information nécessaire qu'il s'agit d'extraire pour expliciter les mécanismes de la biologie florale de la plante étudiée.

Au Cirad, la modélisation de la fertilité des plantes cultivées a été menée sur plusieurs décennies. Elle a porté sur des plantes comme le caféier, le cacaoyer, les palmiers, le cotonnier, et plus récemment sur le colza avec l'Inra. Cela a permis de mettre au point et valider un modèle générique qui se décline selon les particularités de chaque espèce végétale.

## ⏩ Schéma général de la formation des graines

L'étude de la biologie florale d'une espèce s'appuie sur des observations pour identifier différents phénomènes :

– la détermination morphologique des stades d'avortement précoces ou tardifs des graines dans les ovaires ;
– le nombre, par comptage, de grains de pollen déposés sur les stigmates des fleurs ;
– le nombre, par comptage, d'ovules par ovaire ;
– le nombre, par comptage, de graines par fruits.

Chaque fleur reçoit sur ses stigmates un paquet de grains de pollen dont le nombre suit une distribution statistique (figure 10.1). L'ovaire de la fleur contient un nombre d'ovules qui suit une autre distribution. Si le nombre de grains de pollen est inférieur au nombre d'ovules, un certain nombre de ceux-ci ne seront pas fécondés et vont dégénérer. Parmi ceux qui sont fécondés une proportion *tf* qui caractérise la fertilité donnera des graines, les autres avorteront pour des causes génétiques.

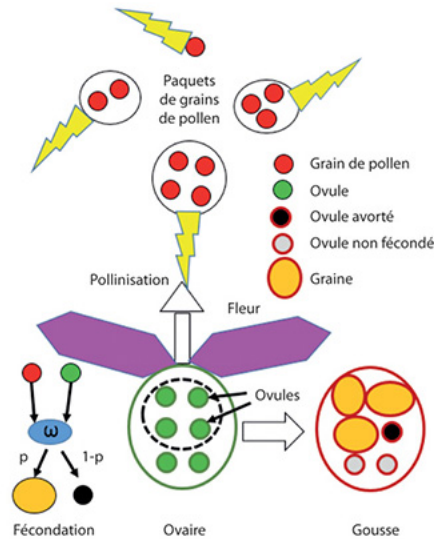



**Figure 10.1.** Schéma général de la formation des graines.

Un paquet de grains de pollen pollinise une fleur. Chaque grain de pollen féconde un ovule. Une graine se forme en proportion *tf* ou bien avorte en proportion 1 – *tf*. Les ovules non fécondés par défaut de pollinisation dégénèrent.

Il s'agit pour chaque plante étudiée d'adapter ce schéma et de paramétrer les mécanismes de sa biologie florale, pour identifier les composantes du rendement. Cela permet d'offrir à la sélection végétale de nouveaux paramètres et de tirer un meilleur parti des données issues des plans expérimentaux en séparant les aspects génétiques des aspects environnementaux parmi lesquels l'effet de la pollinisation peut ne pas être négligeable et perturber le rendement.

## ⏩ La fertilité des caféiers

Les caféiers ont fait l'objet d'hybridations interspécifiques entre les espèces *Coffea arabica* et *canephora* pour créer de nouvelles espèces à l'arôme de café amélioré en Côte d'Ivoire (IRCC et Orstom, Côte d'Ivoire ; De Reffye, 1974).

Les observations sur la pollinisation des caféiers lors de leurs floraisons odorantes, montrent au microscope un grand nombre de grains de pollen sur les stigmates des fleurs. Il n'y a pas donc de problèmes de sous-pollinisation. Le fruit des caféiers est une cerise avec deux loges qui contiennent chacune une graine. Les cerises sont groupées en glomérules sur les phytomères des branches (figure 10.2). Exceptionnellement, certains fruits ont trois loges. Il existe des avortements précoces : si les deux ovules ont avorté, l'ovaire se dessèche et tombe rapidement. Si un seul ovule avorte, un fruit se forme et la cerise contient alors une seule loge avec sa graine, l'ovule avorté reste visible sous forme d'écaille. Il existe aussi des avortements tardifs. Les loges sont vides et un parenchyme occupe la place de la graine. Avortements précoces et tardifs sont facilement identifiables et engendrent six catégories possibles de cerises. Il s'agit donc, à partir des fréquences de ces classes observées sur un arbuste, de construire un modèle mathématique qui en rende compte et soit capable d'estimer ces paramètres par méthode inverse. Dans ce type de problème statistique il faut que le nombre de paramètres soit inférieur au nombre de classes observées et la validation au modèle se fait par l'ajustement des nombres d'individus observés par classe par rapport aux nombres théoriques. Le test du Chi2 donne le seuil d'acceptation du modèle compte tenu de la taille de l'échantillon et du nombre de degrés de liberté.



**Figure 10.2.** Fleurs et groupes de cerises sur des branches de caféiers.

### Modèle mathématique de la transformation de l'ovule en graine

Le taux de réussite de la formation d'une loge à partir de l'ovule est appelé $p_1$ et le taux de réussite de la transformation de la loge en graine est appelé $p_2$. On passe de l'ovule à la graine selon la figure 10.3. Le produit ($p_1 \times p_2$) est directement relié au rendement en graines. Le taux de nouaison des fruits étant $T_F = 1 - (1 - p_1)^2$.

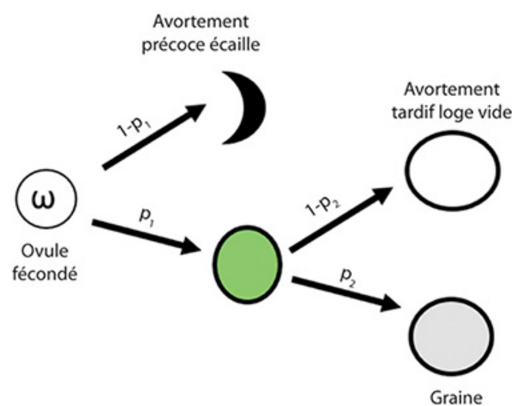



**Figure 10.3.** Étapes et échecs à la formation d'une graine en partant d'un ovule chez le caféier.

Le fait qu'il y ait deux ovules par ovaire entraine six catégories de cerises possibles qui sont effectivement trouvées (figure 10.4), et dont les taux de réalisation se déduisent facilement du schéma de la figure 10.2.

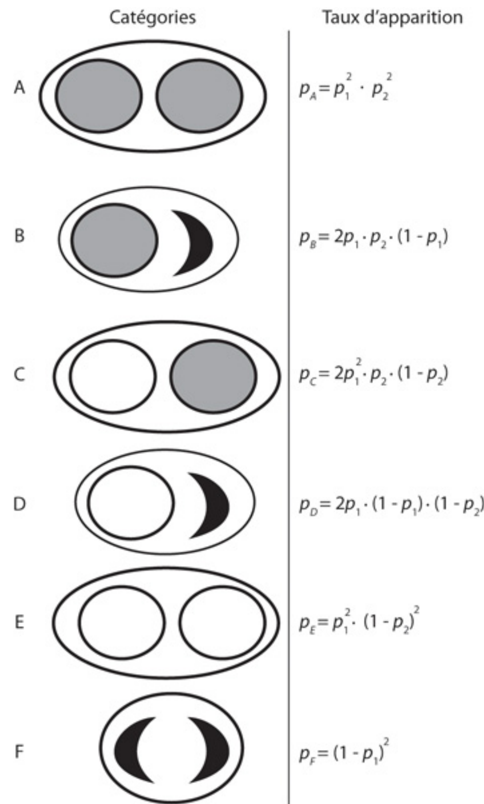



**Figure 10.4.** Diverses catégories de cerises trouvées sur un caféier et leurs taux d'apparition en fonction des taux d'avortements précoces $p_1$ et tardifs $p_2$ . Équations (1).

La catégorie F ne forme pas de fruit et dégénère au stade floral. La catégorie A (deux graines par cerise) est la plus représentée chez les espèces naturelles (robusta et arabica avec $p_1$ et $p_2$ > 0,9), vient ensuite la catégorie B (une graine par cerise). Au contraire, dans les hybrides « arabusta » tétraploïdes ou haploïdes on trouve des individus frappés de stérilité où ce sont les catégories F, D et E qui sont les plus représentées. La catégorie F (fleurs avortées) est abondante.

## Calcul des taux d'avortements à partirdes échantillons de cerises récoltées

Les six catégories de cerises dénommées A, B, C, D, E et F sont en nombre respectif $N_A$, $N_B$, $N_C$, $N_D$, $N_E$, $N_F$ lorsqu'on récolte un nombre $N$ de cerises sur l'arbuste.

On a : $N_A + N_B + N_C + N_D + N_E + N_F = N$

On calcule facilement les paramètres $p_1$ et $p_2$ par les formules :

$$p_1 = \frac{2(N_A+N_C+N_E)+N_B+N_D}{2(N_A+N_B+N_C+N_D+N_E+N_F)} \quad ; \quad p_2 = \frac{2N_A+N_B+N_C}{2(N_A+N_C+N_E)+N_B+N_D} \quad (2)$$

Le tableau 10.1 donne un échantillon de cerises récoltées sur un hybride arabusta.

**Tableau 10.1.** Échantillon de cerises récoltées sur un *Coffea arabusta* avec son ajustement au modèle.

| Valeurs | $N_A$ | $N_B$ | $N_C$ | $N_D$ | $N_E$ | $N_F$ | $p_1$ | $p_2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Observées | 87 | 310 | 54 | 108 | 9 | 272 | | |
| Calculées | 85,8 | 307,9 | 57,5 | 103,1 | 9,7 | 275,7 | 0,43 | 0,75 |

Les valeurs calculées $p_1$ et $p_2$ avec les formules (2) permettent de reconstituer l'échantillon d'une façon très satisfaisante qui satisfait aisément au seuil du Chi2 avec 3 degrés de liberté.

Le plus souvent, on a omis de marquer les fleurs fécondées. On ne connaît pas la catégorie F, lorsqu'on récolte les cerises, car elle correspond à des ovaires avortés et tombés précocement. Seules, les catégories A, B, C, D, E, sont présentes sur l'arbuste. Les valeurs de $p_1$ et $p_2$ sont alors données par les formules :

$p_1 = \frac{2(N_A+N_C+N_E)}{2(N_A+N_C+N_E)+N_B+N_D}$ et

$p_2 = \frac{2N_A+N_B+N_C}{2(N_A+N_C+N_E)+N_B+N_D}$ (2bis)

Les formules (1) doivent tenir compte de l'absence de la catégorie F et sont donc adaptées comme ci-dessus. Pour $N$ cerises récoltées sans la catégorie F, on a : $N_A = \frac{N \cdot p_1^2 \cdot p_2^2}{1-(1-p_1)^2}$ et ainsi de suite pour les formules des autres catégories B, C, D, E. Le nombre de fleurs n'ayant pas donné de fruits étant : $NF = N \cdot (1 - p_1)^2$.

La perte d'une catégorie fait que le Chi2 est testé avec 2 degrés de liberté.

Dans l'exemple ci-dessous, on a récolté et analysé l'échantillon suivant sur un robusta tétraploïde, où la catégorie F est inconnue.

| **Valeurs** | $N_A$ | $N_B$ | $N_C$ | $N_D$ | $N_E$ | $p_1$ | $p_2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Observées | 51 | 59 | 33 | 9 | 5 | | |
| Calculées | 55 | 53,4 | 29,4 | 14,2 | 3,9 | 0,72 | 0,79 |

Les paramètres $p_1$ et $p_2$ sont calculés par les formules (2bis) et l'échantillon est correctement ajusté.

## Applications

L'amélioration des caféiers a été mise en œuvre par des hybridations interspécifiques entre les robustas et les arabicas dans les plantations du Cirad et de l'IRD. Pour pouvoir hybrider *Coffea canephora* avec *Coffea arabica*, il faut mettre à niveau leur nombre de chromosomes. Le premier est diploïde et le deuxième tétraploïde. L'hybride naturel facile à obtenir est triploïde, et particulièrement stérile. On ne trouve que des cerises appartenant à la catégorie D sur l'arbuste et encore en très petit nombre. Pour restaurer la fertilité, on fabrique des robustas tétraploïdes, qui sont fertiles, que l'on croise avec des arabicas. L'hybride arabusta obtenu est donc tétraploïde et la fertilité est restaurée. Une autre méthode consiste à doubler le nombre de chromosomes des triploïdes qui retrouvent une fertilité. Dans les deux cas, la fertilité des hybrides reste inférieure à celle des parents et la descendance montre une grande variabilité des paramètres $p_1$ et $p_2$.

Les paramètres $p_1$ et $p_2$ sont caractéristiques d'un clone ou d'un cultivar, comme le montre des analyses de variances dans les essais expérimentaux.

Le tableau 10.2 donne une idée de la variabilité observée chez les caféiers arabica, robusta et arabusta. Des échantillons sont prélevés au hasard sur l'arbuste. Les nombres observés de cerises par catégorie sont ajustés par le modèle après avoir calculé les valeurs des paramètres $p_1$ et $p_2$.

**Tableau 10.2.** Échantillon de cerises prélevées sur des caféiers et ajustement des catégories observées par le modèle.

| | $N_A$ | $N_B$ | $N_C$ | $N_D$ | $N_E$ | $p_1$ | $p_2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *C. robusta* | | | | | | | |
| Observées | 84 | 70 | 13 | 3 | 0 | 0,73 | 0,93 |
| Calculées | 84,3 | 68,2 | 12,1 | 4,9 | 0,4 | | |
| *C. arabica* | | | | | | | |
| Observées | 262 | 110 | 39 | 6 | 2 | 0,83 | 0,93 |
| Calculées | 259,8 | 111 | 38,5 | 8,4 | 1,4 | | |
| *C. arabusta1* | | | | | | | |
| Observées | 21 | 97 | 27 | 50 | 11 | 0,44 | 0,64 |
| Calculées | 23,8 | 94,2 | 27,2 | 53,4 | 7,8 | | |
| *C. arabusta2* | | | | | | | |
| Observées | 14 | 290 | 12 | 109 | 6 | 0,14 | 0,71 |
| Calculées | 16 | 285 | 13 | 114 | 3 | | |

On remarque que ce modèle simple ajuste remarquablement bien les données. Les paramètres $p_1$ et $p_2$ sont indépendants et caractérisent la fertilité. Les clones et cultivars *c. robusta* et *c. arabica* sont caractérisés par des

fertilités élevées. En revanche, les deux caféiers arabusta choisis dans le tableau ont des fertilités faibles. Les ovules produisent beaucoup d'écailles et de loges vides, ce qui produit des rendements en graines très faibles.

### Anomalie dans la fructification, le phénomène dit de « dérivation »

Certains échantillons montrent parfois un écart statistique significatif par rapport au modèle et sont rejetés par le test Chi2. Il y a donc un mécanisme caché qui opère dans certaines conditions. Or il reste deux degrés de liberté d'un point de vue statistique dans un échantillon à cinq catégories et deux paramètres. L'introduction d'un paramètre supplémentaire explicatif permet donc toujours de tester la validité du modèle.

L'indépendance entre les paramètres $p_1$ et $p_2$ fait qu'entre les nombres de fruits des catégories A, C et E doivent approximativement respecter l'égalité en se référant aux formules (1) : $N_C = 2\sqrt{N_A \cdot N_E}$.

Or, dans les échantillons déviants, on a : $N_C < 2\sqrt{N_A \cdot N_E}$.

Tout se passe comme si il y avait trop de catégorie E. On peut supposer que les loges vides ont une double origine que l'œil ne départage pas. La deuxième origine serait un « effet cerise » qui peut transformer, dans un même pas de temps, les deux loges de la cerise en loge vide. Cet effet se traduit aussi sur les cerises à une loge. La loge vide provenant soit de l'avortement en proportion $1 - p_2$ soit de l'effet cerise. Étant donné que ce phénomène appelé « dérivation » se produit plutôt rarement, sans que les paramètres $p_1$ et $p_2$ soient affectés, son origine ressemble à un stress qui empêche la maturation de la cerise et donc celle des deux loges à la fois. Soit $r$ la proportion de cerises normales, une proportion $(1 - r)$ va donner des cerises à loge vide selon le schéma de la figure 10.5.

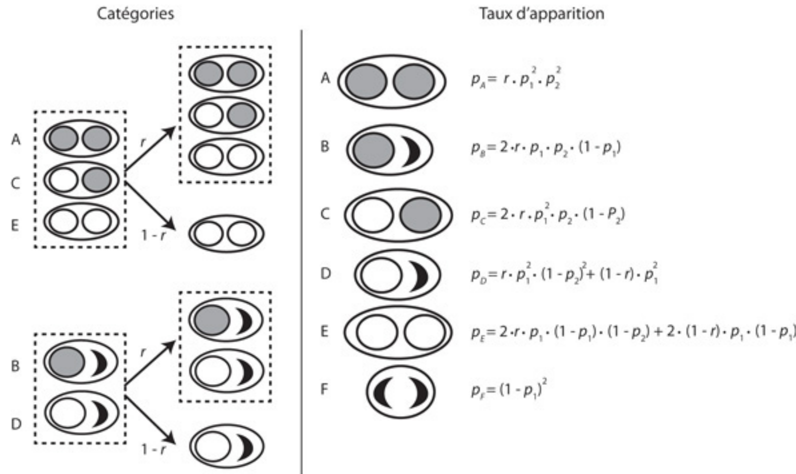



**Figure 10.5.** Formations des catégories de cerises dans le cas de la dérivation

Une proportion $(1 - r)$ de cerises évolue en loges vides, les cerises normales en proportion $r$ ont des taux $(1 - p_2)$ de loges vides – formules (3)

Les formules (1) deviennent les formules (3) où il y a 3 paramètres à estimer.

L'estimation de $p_1$ est toujours donnée par la formule :

$$p_1 = \frac{2(N_A + N_C + N_E)}{2(N_A + N_C + N_E) + N_B + N_D}$$

Le paramètre $p_2$ peut être estimé par la formule réduite indépendante de $r$.

$$p_2 = \frac{2N_A}{2N_A + N_C}$$

Le paramètre $r$ peut être estimé par les moindres carrés dans les formules (3) où il devient la seule inconnue. L'exemple suivant montre l'effet du phénomène de dérivation sur la statistique des catégories de cerises.

Dans l'échantillon suivant (tableau 10.3) sur un robusta de 219 cerises, il y a 23 cerises de catégories C, 46 de catégorie A et 20 de catégorie E observées. On observe que $2\sqrt{46 \times 20} = 60 >> 23$.

Le système à deux paramètres tombe donc en défaut. Si on ajuste l'échantillon avec les paramètres $p_1$ et $p_2$, on remarque que les catégories D et E sont fortement sous estimées (tableau 10.3). Le calcul du paramètre *r* donne *r* = 0,76. L'ajustement au modèle est rétabli et passe le test du Chi2 avec un degré de liberté.

**Tableau 10.3.** Effet de la dérivation sur les catégories de cerises.

| ***C.robusta*** | $N_A$ | $N_B$ | $N_C$ | $N_D$ | $N_E$ | $p_1$ | $p_2$ | *r* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Observées | 46 | 76 | 23 | 54 | 20 | 0,58 | 0,8 | 0,76 |
| Calculées sans *r* | 57 | 104 | 28,5 | 26 | 3,5 | | | |
| Calculées avec *r* | 43,5 | 79,5 | 22 | 51 | 24 | | | |

Tous les échantillons qui ne passaient pas le test du Chi2 avec les deux paramètres $p_1$ et $p_2$ ont été correctement ajustés en ajoutant la dérivation. Des centaines d'échantillons ont été analysés avec succès par le modèle. La dérivation se produit dans environ 20 % des observations réalisées pour un clone sans que les paramètres $p_1$ et $p_2$ soient modifiés. Son caractère sporadique en fait un paramètre de stress environnemental, alors que les paramètres $p_1$ et $p_2$ ont une origine génétique.

### Variabilité de la fertilité chez les caféiers hybrides arabustas

Afin d'analyser la variabilité génétique des caféiers arabustas, les paramètres $p_1$ et $p_2$ ont été calculés sur une trentaine d'individus (figure 10.6). Le paramètre $p_1$ varie de 0,1 à 0,8 (valeur moyenne $p_1$ = 0,48 et écart type 0,13). Le paramètre $p_2$ varie de 0,6 à 0,95 (valeur moyenne $p_2$ = 0,83 et écart type 0,07). Il existe une corrélation entre les paramètres $p_1$ et $p_2$ : *r* = 0,52.

La matrice de variance covariance du système vaut $[M] = \begin{bmatrix} 0{,}0164 & 0{,}0047 \\ 0{,}0047 & 0{,}005 \end{bmatrix}$.

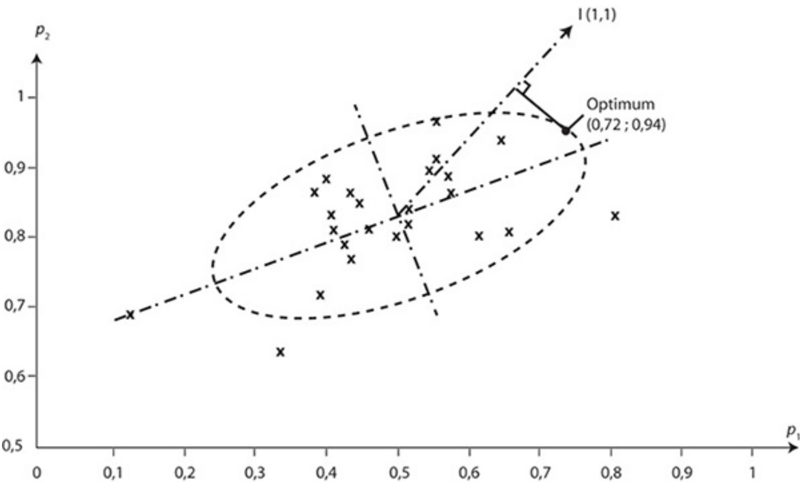



**Figure 10.6.** Dispersion des paramètres $p_1$ et $p_2$ dans une famille d'hybrides arabusta.

En se plaçant à deux fois l'écart type sur les axes principaux on estime trouver la plus grande variabilité possible. Compte tenu de la dispersion des paramètres $p_1$ et $p_2$, quel est le couple $p_1$ et $p_2$ qui donne le meilleur produit $p_1 \times p_2$ que l'on peut espérer trouver ? À défaut de résoudre ce problème statistiquement, on peut lui substituer le problème plus simple de trouver la meilleure somme $p_1 + p_2$. Cela revient à trouver le point de contact de la perpendiculaire à la bissectrice ayant pour origine le centre du nuage de point, avec l'ellipse qui borne le nuage et dont les demi-axes mesurent deux fois l'écart type de la variabilité observée (figure 10.5). Si $I'$ est le vecteur [1,1], la solution est donnée par la formule :

$$\begin{bmatrix} p_1 \\ p_2 \end{bmatrix} = \frac{2\,[M]\cdot I}{\sqrt{I'\cdot[M]\cdot I}}$$

L'application numérique donne : $p_1$ = 0,72 et $p_2$ = 0,94 dont le produit vaut 0,68. Cette fertilité est comparable à celle des *Coffea canephora*. Il existe donc un potentiel génétique qui permet d'espérer de produire des clones fertiles aptes à être cultivés. Le grand nombre de croisements produits a permis de s'en approcher par sélection.

## ⏩ La fertilité des palmiers

Les palmiers ont fait l'objet d'hybridation interspécifique entre les espèces *Elaeis guineensis* et *Elaeis melanococca* dans le but d'améliorer la production (IRHO, Côte d'Ivoire). Comme pour le caféier, le rendement du palmier est directement relié au taux de nouaison et au nombre de graines par fruits, d'où l'importance d'un modèle mathématique de la fertilité. On s'appuie ici, pour l'essentiel, sur les publications de Baudoin (1984) et de Lecoustre (1987).

### Modèle mathématique de la transformation de l'ovule en graine

Les palmiers produisent des régimes comprenant plus d'un millier de fruits à albumen. On distingue deux types d'albumen, le normal et l'avorté. Les fleurs ont trois ovules qui, selon la réussite de la fécondation, produiront des fruits avec 0, 1, 2, 3 albumens. La classe D correspond au fruit avorté (figure 10.7). On l'identifie facilement sur les épillets.



**Figure 10.7.** Jeune palmier à huile avec ses régimes.

Les agronomes constatent que sur les cultivars d'*Elaeis guineensis*, on trouve peu de fruits à 3 albumens (catégorie A) ce qui semble un signe de basse fertilité ou de faible pollinisation. En revanche, on trouve peu de fruits avortés (catégorie D) ce qui est un signe de bonne fertilité. Il y a donc une contradiction apparente. Comme il y a 4 catégories de cerises, on dispose de deux degrés de liberté correspondant à 2 paramètres pour établir un modèle de fertilité.

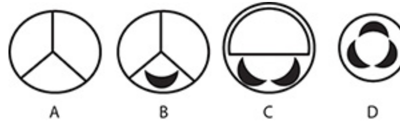



**Figure 10.8.** Quatre catégories A, B, C, D de fruits à 3, 2, 1, 0 albumens.

Dans un échantillon, on comptabilise des nombres de fruits $N_A$, $N_B$, $N_C$, $N_D$ associés aux catégories respectives.

Afin d'écarter les problèmes de sous-pollinisation, on procède dans un premier temps à des pollinisations manuelles. En se basant comme pour le caféier sur un indice de fertilité on désigne par *tf* le taux de transformation d'ovules en graines albuminées.

Dans le cas normal, les catégories A, B, C, D, devraient se distribuer selon la loi binomiale (3, *tf*) car il y a 3 ovules par fleur. Les proportions attendues sont données en figure 10.9.

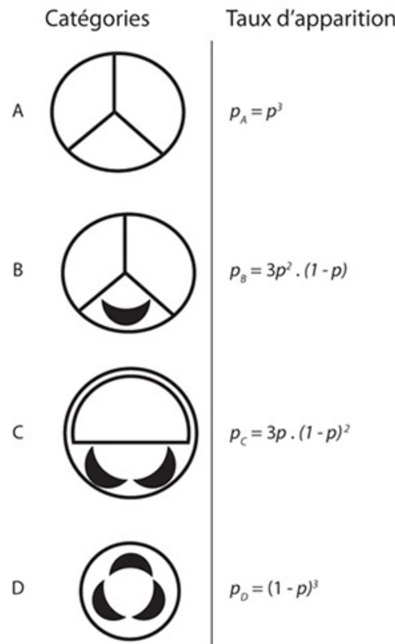



**Figure 10.9.** Proportions attendues des catégories de fruit en pollinisation manuelle.

On calcule le taux de fertilité *tf* par la formule :

$$tf = \frac{3N_A+2N_B+N_C}{3(N_A+N_B+N_C+N_D)}$$

L'application du modèle a été réalisée sur de nombreux palmiers. Dans l'exemple suivant, 930 fruits ont été récoltés sur un *Elaeis guineensis*. Le tableau 10.4 montre les nombres de fruits par catégories obtenues par pollinisation manuelle donc saturante. La valeur du taux de fertilité par la formule précédente est *tf* = 0,34.

**Tableau 10.4.** Comparaison entre les observations et les calculs selon la loi binomiale *BN*(3, 0,34).

| ***E.guineensis*** | $N_A$ | $N_B$ | $N_C$ | $N_D$ | ***tf*** |
|---|---|---|---|---|---|
| Observées | 10 | 67 | 797 | 56 | 0,34 |
| Calculées | 38 | 217 | 413 | 262 | |

Le tableau 10.4 montre à l'évidence que l'explication de la distribution des catégories par un simple taux de fertilité ne fonctionne pas. Il y a par exemple beaucoup moins de fruits avortés (catégorie D), que prévus. En l'absence de sous-pollinisation, il faut considérer un mécanisme de compétition entre les albumens qui tend à favoriser un seul albumen par fruit.

Un tel mécanisme peut être simulé par le schéma de la figure 10.9. Les fruits avec trois albumens ont tendance, par compétition, à donner des fruits avec deux albumens et ceux avec deux albumens à donner des fruits avec un seul albumen. Il s'agit, comme pour le caféier, mais sous une autre forme, d'une dérivation d'une catégorie vers une autre. Soit *r* la proportion de dérivation, les formules de la figure 10.9 se transforment en celles de la figure 10.10. Il y a deux paramètres *r* et *tf* à estimer et quatre catégories à ajuster. Il reste donc un degré de liberté pour le test statistique. On calcule facilement par méthode inverse leurs valeurs théoriques.

Appliqués à des petits échantillons d'une centaine de fruits, les ajustements passent le test du Chi2 à un degré de liberté. Mais sur de grands échantillons, comme ceux du tableau 10.4, l'ajustement au modèle est rejeté (tableau 10.5). Cela semble lié au taux de dérive des fruits avec 3 albumens vers 2 albumens qui est légèrement diffèrent du taux de dérive de deux albumens vers un seul.

**Tableau 10.5.** Ajustement des catégories de fruits avec deux paramètres fertilité et dérive.

| ***E.guineensis*** | $N_A$ | $N_B$ | $N_C$ | $N_D$ | ***tf*** | ***r*** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Observées | 10 | 67 | 797 | 56 | 0,61 | 0,89 |
| Calculées | 20,5 | 59 | 792 | 58,5 | | |

Dans l'exemple traité, on note que la catégorie D est maintenant bien ajustée. Le paramètre *tf* est donc bien estimé. La catégorie A est trop forte et la catégorie B trop faible. Avec un paramètre supplémentaire on rétablit la situation exactement. Soit $r_{32}$ le taux de dérive des fruits à 3 albumens vers les deux et $r_{21}$. Les formules qui donnent les proportions théoriques attendues dans les différentes catégories sont écrites en figure 10.10.

Le problème est qu'il n'y a plus de degrés de liberté pour le test et les catégories observées des tableaux 10.4 et 10.5 sont ajustées avec exactitude avec les valeurs déduites par méthode inverse : $tf = 0{,}61$, $r_{32} = 0{,}95$, $r_{21} = 0{,}89$. La dérive est énorme : 95 % des fruits à 3 albumens dérivent vers des fruits à 2 et 89 % des fruits à 2 albumens vers des fruits à 1. Le fait que $r_{32} > r_{21}$ semble logique. Bien qu'il y ait perte des degrés de liberté pour les tests, le fait que, sur des petits échantillons (< 200 fruits), le modèle simple, avec une dérive commune *r*, franchisse les tests statistiques, montre la validité du modèle proposé avec 2 paramètres spécifiques de dérive $r_{32}$ et $r_{21}$. De plus, si on admet que le rapport $k = r_{32}/r_{21}$, une fois déterminé la constante allométrique pour un arbre donné, alors il n'y a plus que les 2 paramètres *r* et *tf* à estimer. On pose pour la suite $r_{21} = r$ et $r_{32} = k \times r$.

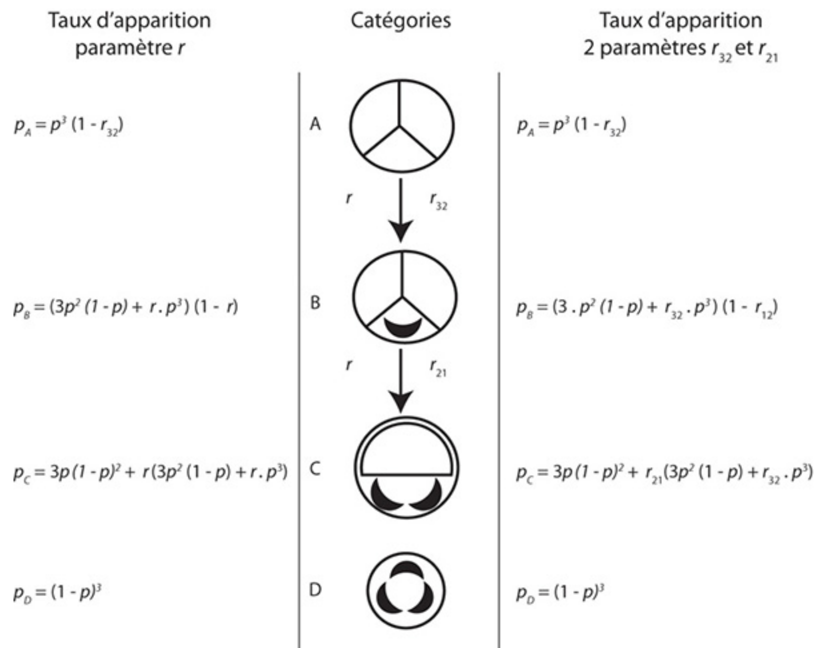



**Figure 10.10.** Modèles de compétition à un (*r* à gauche) ou deux paramètres ($r_{32}$ et $r_{21}$ à droite) pour expliquer la dérive des fruits à trois albumens vers des fruits à deux, et celle des fruits à deux albumens vers des fruits à un seul.

La méthode appliquée à de nombreux palmiers *Elaeis guineensis* a montré que le paramètre *tf* est stable pour un individu même pour des périodes de pollinisation manuelles différentes. Il a donc un caractère génotypique. En revanche, le paramètre *r* peut varier et semble plus relié à des conditions de stress, ce qui rappelle le cas du caféier. Ce paramètre est donc lié l'environnement de la plante. Dans les croisements interspécifiques, la baisse de fertilité est importante et on ne trouve plus de fruits à trois albumens et très peu de fruits à deux (tableau 10.6).

**Tableau 10.6.** Échantillons de catégories de fruits dans des hybridations interspécifiques.

| | $N_A$ | $N_B$ | $N_C$ | $N_D$ | *tf* | $r_{32}$ | $r_{21}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *E. melanococca* | 0 | 1 | 959 | 517 | 0,29 | 0,99 | 0,99 |
| Hybride | 0 | 3 | 704 | 2050 | 0,094 | 0,96 | 0,96 |

Le tableau 10.6 montre la fructification d'un *Elaeis melanococca* pollinisé par *Elaeis guineensis* et celle d'un hybride entre les deux espèces rétro-croisé par du pollen de *Elaeis guineensis*.

On constate une baisse forte de la fertilité et une augmentation de la dérive qui, à ce niveau, n'est pas distinguable entre $r_{32}$ et $r_{21,}$ faute de catégorie A.

## Modélisation de la sous-pollinisation naturelle du palmier

Des observations, à la loupe binoculaire, sur des fleurs issues d'inflorescences fécondées de façon naturelle permettent de compter les grains de pollen collés sur les styles. L'étude a montré une sous-pollinisation avérée (fréquence non négligeable de styles de fleurs sans grains de pollen). Des comptages de grains de pollen par style donnent des distributions bien apparentées à des lois de Poisson.

Pour saturer la fleur en pollen il faut au moins trois grains. Une proportion non négligeable de fleurs aura donc 0, 1, 2 grains, ce qui modifie fortement la distribution des catégories de fruits obtenues en pollinisation manuelle.

Ne pas tenir compte de cette sous-pollinisation amène à des calculs erronés des paramètres de la fertilité et à ignorer l'influence de l'environnement. L'analyse de la production du palmier doit donc expliciter à la fois la part génotypique due aux paramètres *tf* et *r* et celle environnementale due à la sous-pollinisation. Avec un nombre de grains de pollen par style de fleur distribué selon une loi de Poisson de paramètre λ, le nombre *x*, de grains attendus par fleur aura la fréquence :

$$P(x=0)=e^{-\lambda}; \quad P(x=1)=e^{-\lambda}\cdot\lambda; \quad P(x=2)=e^{-\lambda}\cdot\frac{\lambda^2}{2}; \quad P(x>=3)=1-e^{-\lambda}\cdot\left(1+\lambda+\frac{\lambda^2}{2}\right)$$

On sait que la moyenne de la loi de Poisson est le paramètre *λ* qui désigne donc le nombre moyen de grains de pollen par style.

Avec 3 grains et plus de pollen, on peut obtenir les quatre catégories de fruits A, B, C, D. Avec 2 grains de pollen, on peut obtenir les trois catégories de fruits B, C, D. Avec 1 grain de pollen, on peut obtenir les deux catégories de fruits C, D. Avec 0 grain de pollen on obtient la catégorie de fruit D.

Les formules (8) se composent avec la distribution du pollen pour donner les formules de la figure 10.11.

En opérant sur les palmiers déjà étudiés en pollinisation manuelle, le facteur d'allométrie *k* est connu, et on peut étudier la pollinisation naturelle dans les échantillons de fruits récoltés en champ. Il y a 3 paramètres à estimer *λ*, *tf* et *r* avec 4 catégories et donc 0 degré de liberté, la solution recalcule avec exactitude les nombres de fruits dans les quatre catégories. La résolution du système de la figure 10.9 se fait par la méthode non linéaire des moindres carrés.

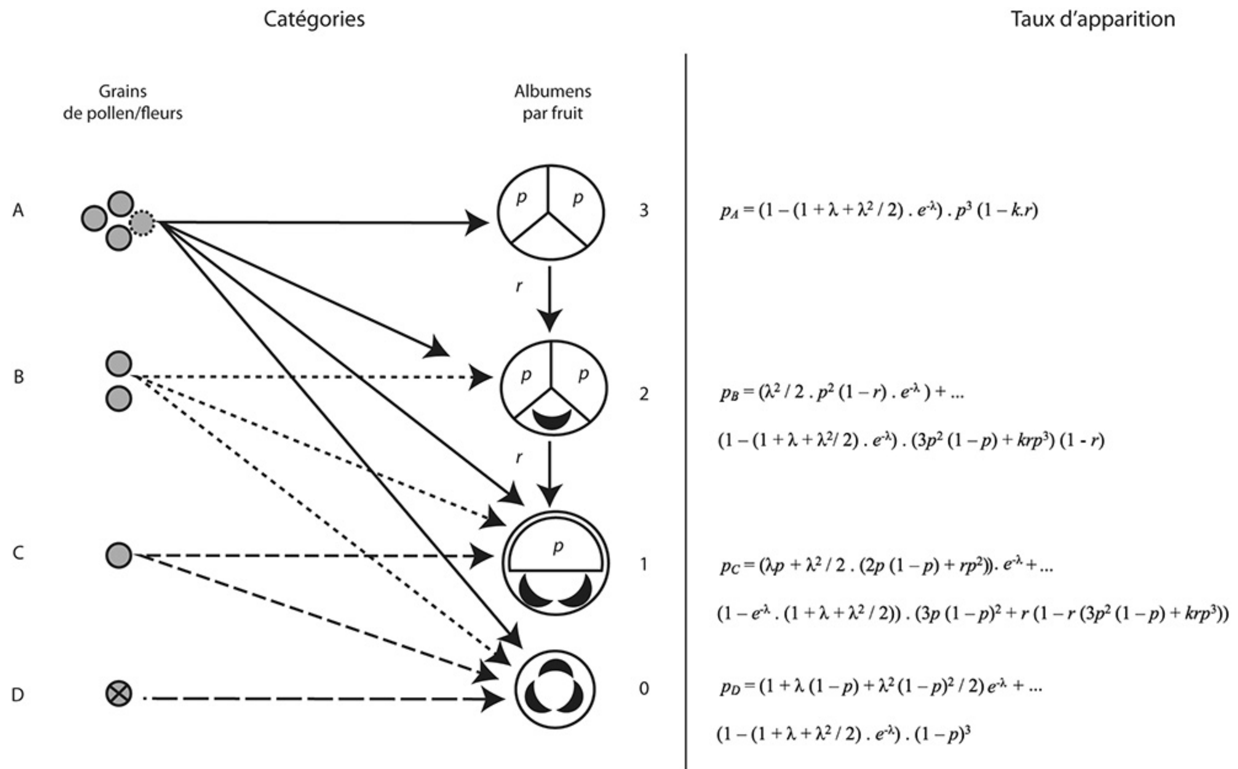



**Figure 10.11.** Composition de la loi de pollinisation avec le modèle de fertilité qui donne les fréquences de catégories de fruits.

## Applications

L'analyse des échantillons à quatre catégories de fruits a porté sur plus de 500 palmiers en pollinisation naturelle. Celles-ci sont bien ajustées par les trois paramètres $\lambda$, *tf* et *r* qui sont identifiés par la résolution du système d'équations de la figure 10.11.

On vérifie que le paramètre de la fertilité *tf* identifié sur un palmier donné en pollinisation manuelle, reste stable statistiquement en cas de pollinisation naturelle. C'est le paramètre génotypique de la fertilité. Il existe une variabilité intra spécifique importante :

- $0,4 < tf < 0,84$ pour *Elaeis guineensis* ;
- $0,3 < tf < 0,40$ pour *Elaeis melanococca* ;
- $0,02 < tf < 0,20$ pour l'hybride *Elaeis guineensis x Elaeis melanococca*.

La fertilité des *Elaeis guineensis* est meilleure que celle des *Elaeis melanococca*, sans doute parce que les premiers ont fait l'objet d'une sélection. La stérilité des hybrides apparaît nettement.

Le paramètre *r* varie légèrement d'une récolte à l'autre sur un individu et traduit un stress lié aux conditions environnementales.

Le paramètre $\lambda$ prend une valeur élevée dans les échantillons de fruits issus de pollinisation manuelle ($\lambda > 15$). En revanche $\lambda$ est très variable en pollinisation naturelle pour un individu selon les dates de récolte, et ses valeurs montrent une sous-pollinisation importante car $\lambda \approx 2$ en moyenne. La figure 10.12 montre la distribution moyenne des valeurs de $\lambda$ arrondies en classe entière.

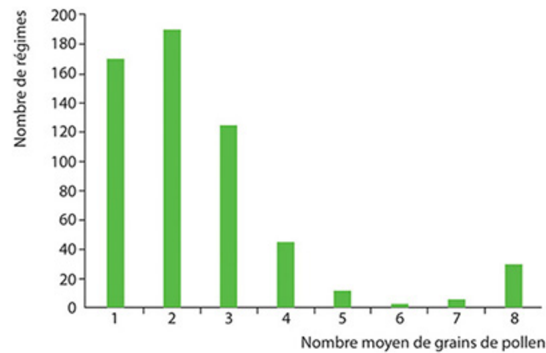



**Figure 10.12.** Valeurs de λ (arrondi du nombre de grains de pollen moyen par style), trouvées sur plus de 500 palmiers. On a cumulé sur la classe 8 les valeurs de λ > 8.

La valeur moyenne du nombre de grains de pollen par style vaut λ ≈ 2 alors qu'il y a 3 ovules à féconder. Ainsi 17 % de fleurs ne sont pas fécondées car sans pollen, 24 % de fleurs ont reçu un grain de pollen et 21 % ont reçu deux grains de pollen. Il y a donc une sous-pollinisation chronique qui induit automatiquement une baisse de rendement.

## ⏩ La fertilité des cacaoyers

Le cacaoyer est un arbre dont la particularité est d'être cauliflore (figure 10.13). Le fruit appelé cabosse est attaché au tronc ou aux branches, et contient des graines en nombres très variables au cours des saisons.



**Figure 10.13.** Cabosses sur le tronc d'un jeune cacaoyer.

Les cacaoyers ont fait l'objet de recherches concernant les fortes fluctuations du rendement en graines, pour un même cultivar, d'une année sur l'autre et même d'une station à l'autre (IRCC, Côte d'Ivoire). Contrairement aux

grandes cultures usuelles dont le rendement dépend essentiellement de la variété et des facteurs environnementaux (irrigation, engrais…), le caractère aléatoire de la production du cacaoyer perturbe les schémas de sélection classiques basés sur l'analyse de la variance. L'étude de la biologie florale de l'arbre a permis d'expliciter ces phénomènes. On s'appuie ici sur les publications de Parvais (1977), de De Reffye (1978), de Mossu (1981), de Paulin, (1981), de Cilas (1987) et de Falque (1995).

## Comptage des grains de pollen, des ovules et des graines

### Observations sur la pollinisation des fleurs

On a procédé au comptage quotidien, sous microscope après coloration, des grains de pollen sur les styles des fleurs récoltées en champ, sur de longues périodes (plusieurs mois), sur les mêmes variétés et dans différentes stations de l'IRCC en Côte d'Ivoire (Divo et Bingerville). Des centaines de fleurs par clone ou variété ont été examinées. Le comptage a révélé dans tous les cas une sous-pollinisation chronique. Plus de 50 % des styles n'ont pas de pollen ! Les statistiques du nombre de grains de pollen par classe sont une distribution qui décroît lentement de façon monotone (figure 10.14). Le pollen arrive par paquets et, plus ils sont gros, plus ils sont rares. On rassemble dans la classe 45 tous les comptages en nombre supérieur.

Une distribution qui ajuste bien ce type d'observation est la loi de Pareto, discrétisée autour de classes entières et qui dépend de deux paramètres : $X_0$ et $a$ (figure 10.11).

$F(X) = 1 - \left(\frac{X_0}{X}\right)^a$ pour $X > X_0$

La fonction de densité de probabilité est : $f(X) = \frac{a}{X_0}\left(\frac{X_0}{X}\right)^{a+1}$ qui peut être obtenue par approximation par :

$f(X) = \left(\frac{X_0}{X-X_0}\right)^a - \left(\frac{X_0}{X+X_0}\right)^a$

On peut fixer $X_0$ empiriquement comprise entre 0,5 et 2 selon les cas pour améliorer les ajustements (tableau 10.8).

La moyenne de la fonction est : $\overline{X} = \frac{a}{a-1}X_0$et la variance : $V = \frac{a \cdot {X_0}^2}{(a-1)^2 \cdot (a-2)}$Cette distribution statistique qui peut converger très lentement a la particularité d'avoir une variance infinie si $a < 2$ et une espérance infinie si $a < 1$.

On notera que la classe 0 n'existe pas pour la fonction. Il faut donc considérer d'une part la proportion $F(0)$ de fleurs non pollinisées et d'autre part, la proportion $1 - F(0)$ de fleurs qui ont reçu au moins un grain de pollen.

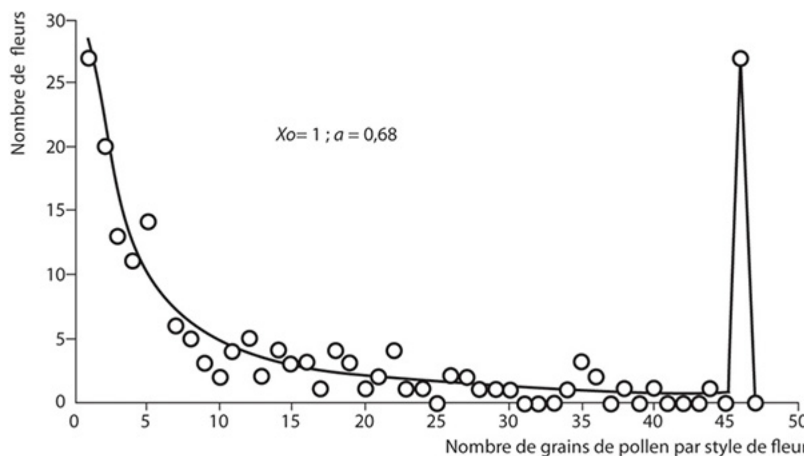



**Figure 10.14.** Fréquences observées du nombre de grains de pollen par style sur un cacaoyer de Bingerville (échantillon de 428 fleurs) et ajustement avec la loi de Pareto avec $X_0 = 1$ et $a = 0,68$.

Les fleurs qui ont reçu plus de 45 grains sont cumulées dans cette classe.

L'ajustement à la loi de Pareto est facile à faire par la méthode des moindres carrés et est quasi parfait (figure 10.14 et tableau 10.7). Plusieurs arbres ont été ainsi observés et les distributions de pollen s'ajustent toutes correctement à des lois de Pareto (tableau 10.8). On notera dans le tableau 10.8 que le nombre de fleurs pollinisées est faible et de l'ordre de 30 % seulement, ce qui explique déjà l'abondance de la chute des fleurs non fécondées que l'on constate dans une cacaoyère.

**Tableau 10.7.** Ajustement d'une distribution de pollen à une loi de Pareto.

| Nombre de grains de pollen | *F*(*X*) observées | *F*(*X*) calculées |
|---|---|---|
| 5 | 0,61 | 0,66 |
| 10 | 0,78 | 0,79 |
| 15 | 0,82 | 0,84 |
| 20 | 0,86 | 0,87 |
| 25 | 0,89 | 0,89 |
| 30 | 0,91 | 0,90 |

**Tableau 10.8.** Exemples de distributions de pollen ajustées à des lois de Pareto.

| Arbres | % avec pollen | Paramètre $X_0$ | Paramètre *a* |
|---|---|---|---|
| Bingerville 1 | 33,8 | 1,2 | 0,42 |
| Bingerville 2 | 33,2 | 1,07 | 0,69 |
| Bingerville 3 | 27 | 1 | 0,68 |
| Divo 1 | 23,5 | 1,9 | 0,71 |
| Divo 2 | 43 | 0,7 | 0,5 |

## Observations sur le nombre d'ovules par fleur

L'observation à la loupe binoculaire des ovules contenus dans les ovaires montre que pour un clone ou une variété donnée, le nombre d'ovules par fleur est variable et se distribue selon une loi uni modale symétrique qu'on peut assimiler à une loi binomiale (figure 10.15).

Par exemple, sur un cacaoyer de la haute Amazonie, on a établi la distribution du nombre d'ovules sur plus de 500 fleurs. On obtient une moyenne de $m$ = 52,3 ovules pour un écart type : $s$ = 2,04. Ce qui correspond à la loi binomiale $N$ = 57, $b$ = 0,92 qui ajuste bien la distribution binomiale. Pour un autre cacaoyer haut amazonien, sur 60 fleurs, on obtient une moyenne de 57 ovules avec un écart type de 1, 9, ce qui correspond à un $N$ de 64 et $b$ = 0,94 (figure 10.15). De même sur un cacaoyer amenolado, pour 300 fleurs analysées, on obtient une moyenne de $m$ = 44,6 ovules pour un écart type : $s$ = 2,32. Ce qui correspond à la loi binomiale $N$ = 51, $b$ = 0,88. Ces paramètres sont stables statistiquement au sein d'une variété d'une année sur l'autre et dans des conditions expérimentales différentes. Les distributions montrent une variabilité inter variétale significative.

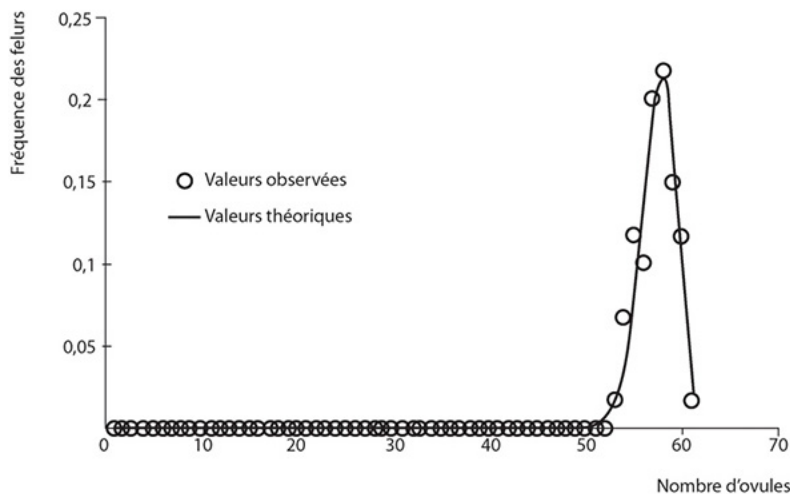


**Figure 10.15.** Exemple de la distribution ajustée par une loi binomiale (64, 0,94) du nombre d'ovules par ovaire dans un échantillon de 60 fleurs d'un cacaoyer haut amazonien G0 Nanay : Na 32 (c64) au Togo.

### Observations sur le nombre de graines par cabosse

Le nombre de graines par cabosse d'un clone de cacaoyer suit une distribution qui varie beaucoup d'une parcelle à l'autre et au cours des saisons. Cette distribution est souvent à caractère bimodale (figure 10.16), ce qui s'explique facilement à partir des distributions. S'il y a plus de grains de pollen que d'ovules, la pollinisation est saturante et le nombre de graines par cabosse est limité par le nombre d'ovules ce qui donne le pic de la partie III de la figure 10.16, qui reproduit la distribution du nombre d'ovules par ovaire. S'il y a moins de grains de pollen que d'ovules, le nombre de graines par cabosse est limité par le nombre de grains de pollen, ce qui donne la distribution décroissante de la partie II de la figure 10.16 qui reproduit une partie de la loi de Pareto de la distribution du nombre de grains de pollen par style. La partie I, fortement sous-pollinisée, ne suit plus la loi de Pareto ce qui montre que les cabosses qui ont un petit nombre de graines ne tiennent pas sur l'arbre en proportion. Le taux de nouaison des cabosses dans la partie I dépend fortement du nombre de graines, jusqu'à un seuil appelé point de flétrissement note $X_I$, au-delà duquel il est constant dans les parties II et III de la figure 10.16. Suivant le niveau de pollinisation, le pic de la partie III sera plus ou moins accentué. En pollinisation manuelle, il sera prépondérant et évanescent en cas de sous-pollinisation.

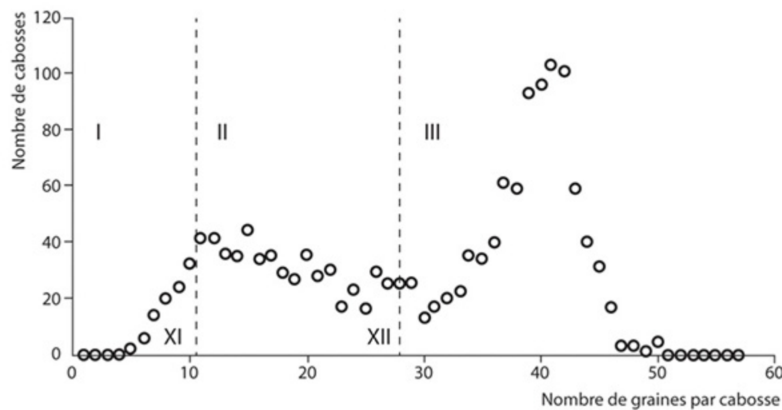



**Figure 10.16.** Exemple de distribution bimodale du nombre de graines par cabosse pour un échantillon de 1548 fruits d'un clone de cacaoyer.

La partie **III** est bien pollinisée et on retrouve la forme de la distribution des ovules. La partie **II** sous-pollinisée reproduit la forme de la loi de Pareto de la distribution du pollen entre deux limites. La partie **I** montre qu'en dessous d'un seuil minimum de graines, les cabosses ne peuvent pas tenir sur l'arbre et les proportions trouvées s'éloignent fortement des nombres prévus par la distribution du pollen.

## Modèle mathématique de la transformation d'ovules en graines

On se trouve dans un cas analogue à celui du palmier. Le pollen est limitant. La transformation d'ovules en graines dans une fleur dépend de trois évènements dont le caractère est stochastique. Ces évènements sont décrits ci-dessous.

Choix du nombre Y d'ovules par ovaire dans une distribution binomiale selon la probabilité :

$g(Y) = C_N^Y b^Y (1-b)^{N-Y}$ avec $N$ comme nombre maximum d'ovules.

Choix du nombre X de grains de pollen par style dans une distribution de Pareto selon la probabilité :

$f(X) = \left(\frac{X_0}{X-X_0}\right)^a - \left(\frac{X_0}{X+X_0}\right)^a$ avec un cumul dans la classe $N$ pour tous les cas de $X \geq N$ en proportion : $f(N) = \left(\frac{X_0}{N}\right)^a$.

On prend le minimum $Z$ entre $X$ et $Y$ : $Z = min(X,Y)$. Le nombre de graines sera donne par la loi binomiale ($Z,tf$) où $tf$ est la valeur de la fertilité qui caractérise le taux de transformation d'ovule en graine pour un ovule fécondé.

En combinant ces trois aléas, on obtient alors la distribution du nombre de graines *i* par cabosse par la fonction de densité *H*(*I*) :

$$H(i) = \sum_{Y=0}^{N} C_N^Y b^Y (1-b)^{N-Y} \left(\sum_{X=i}^{Y-1} \left(\left(\frac{X_0}{X - X_0}\right)^a - \left(\frac{X_0}{X + X_0}\right)^a\right) C_X^i tf^i (1-tf)^{X-i} + \left(\frac{X_0}{Y}\right)^a C_Y^i t.$$

Dans cette distribution les paramètres *N* et *b* sont connus car la distribution du nombre d'ovules par ovaire a été mesurée. $X_0$ est fixé empiriquement à 0,5. Les paramètres inconnus sont donc *tf* la fertilité et *a* le coefficient de pollinisation.

La figure 10.17 montre une distribution théorique de graines par cabosse obtenue à partir d'une distribution d'ovules par ovaire et d'une distribution de grains de pollen que l'on devrait obtenir avec les paramètres : *N* = 57, *b* = 0,92, $X_0$ = 0,5, *tf* = 0,77, *a* = 0,46.

Le pollen saturant combiné avec le nombre d'ovules par ovaire donne le pic de graines de la partie III qui est décalé. Le pic du nombre d'ovules est centré sur *N* × *b* et celui du nombre de graine sur *N* × *b* × *tf*. La limite entre la partie III saturée en pollen et la partie II déficitaire est notée $X_{II}$.

En deçà, la distribution du nombre de graines par cabosse et du nombre de grains de pollen sont quasiment confondus. Cela est dû au fait que la loi de Pareto est invariante si on fait une transformation affine de type *Z* = *tf* × *X*. Le nombre de graines Z est en moyenne proportionnel au nombre *X* de grains de pollen dans les parties I et II. Sur la figure 10.17, on observe que le nombre de cabosses attendues dans la partie I est important. Celles-ci manquent à l'appel car les fleurs insuffisamment pollinisées donnent des fruits dont la maturation est très aléatoire.

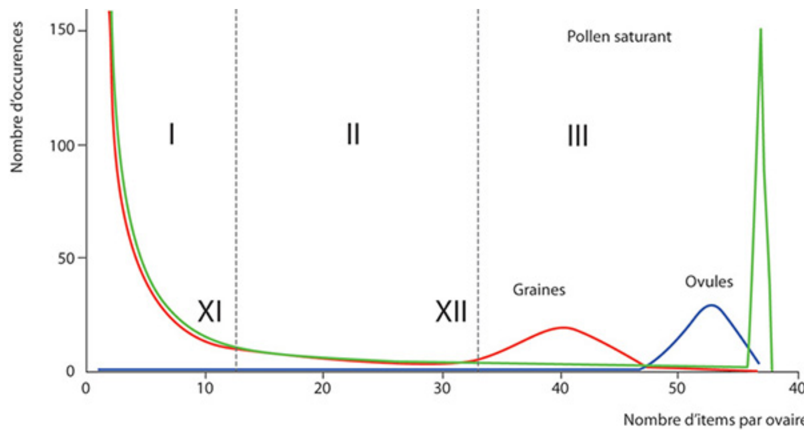



**Figure 10.17.** Obtention d'une distribution théorique de graines par cabosse (en bleu) à partir d'une distribution d'ovules par ovaire (en rouge) et d'une distribution de grains de pollen (en rouge, pointillés).

Dans la partie **I**, on n'a pas tenu compte de la chute des fruits dû au faible nombre de graines par cabosse.

La figure 10.18 montre qu'il y a un décrochement du nombre de grains de pollen avec la loi de Pareto dans la partie I. Il faut donc ajuster le modèle seulement sur les parties II et III, ce qui tronque les observations. La limite entre les parties est appelée $X_I$ (figures 10.16, 10.17 et 10.18) qui est le point de flétrissement des cabosses.

Le calcul des paramètres de la fonction (*H*) se fait en ajustant les fréquences de graines par cabosse des parties II et III avec celles de la fonction H en optimisant les paramètres *tf* et *a*. La méthode non linéaire des moindres carrés est, une fois encore, utilisée telle qu'elle est présentée au chapitre 11, pour calculer *tf* et *a*.

On peut simuler la loi de Pareto de la pollinisation en utilisant des nombres aléatoires. Si *rnd* est un nombre compris entre 0 et 1, il engendrera *X* grains de pollen selon la formule :

$$X = \frac{X_0}{\left((1-rnd)^{\frac{1}{a}}\right)}$$

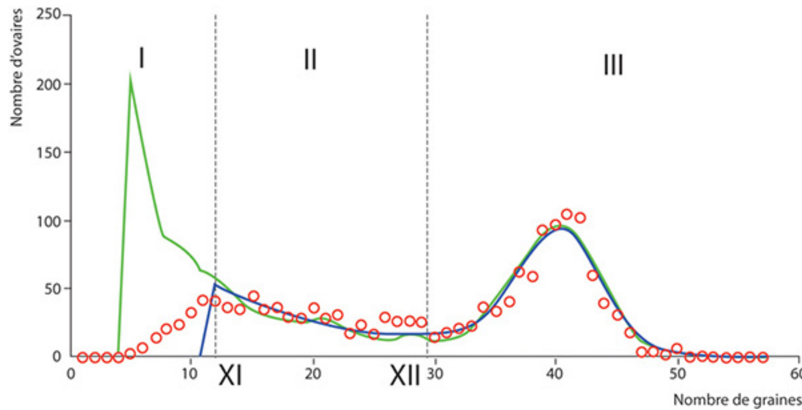



**Figure 10.18.** Ajustement du nombre de graines par cabosse issues des ovaires dans les parties **II** et **III**.

Les (○) sont les observations et la ligne (en bleue), les valeurs calculées. L'échantillon porte sur 1548 fruits. Les paramètres solutions sont *tf* = 0,76 et *a* = 0,46. La courbe (en vert) tronquée à 5 graines correspond à une simulation stochastique de type Monte-Carlo. Celle-ci simule un échantillon de cabosses dans les parties **II** et **III** qui est en accord avec les calculs. Elle donne aussi, dans la partie **I**, les nombres d'ovaires qui aurait dû évoluer en cabosses s'il n'y avait eu un avortement lié à la sous-pollinisation.

Remarque : si on ne dispose pas de l'outil statistique et des logiciels, il est possible d'obtenir de bonnes approximations des paramètres *tf* et *a*. Le paramètre *tf* s'obtient en divisant l'abscisse du mode du pic de graines de la partie III de la figure 10.18 par l'abscisse du mode du nombre d'ovules par ovaires de la figure 10.17. Soit *tf* = 42/52 d'où *tf* = 0,80. $S_{II}$ est le nombre de cabosses comptées dans la zone II entre l'abscisse $X_I$ et $X_{II}$, $S_{III}$ est le nombre de cabosses comptées dans la zone III au-delà de l'abscisse $X_{II}$. Le paramètre *a* s'obtient par la formule :

$$a = \text{Log}\left(1 + \frac{S_{II}}{S_{III}}\right) / \text{Log}\left(\frac{X_{II}}{X_I}\right)$$

Dans l'exemple numérique de la figure 10.18, on a : $X_I$ = 12, $X_{II}$ = 30, $S_{II}$ = 547, $S_{III}$ = 839. Ce qui donne : $a = \text{Log}\left(1 + \frac{547}{839}\right) / \text{Log}\left(\frac{30}{12}\right) = 0{,}54$Ces valeurs *tf* = 0,80 et *a* = 0,54 sont proches de celles calculées par méthode inverse *tf* = 0,77 et *a* = 0,46. On peut donc sans passer par les outils statistiques obtenir directement une bonne estimation des paramètres de la fertilité et de la pollinisation en analysant la distribution des cabosses d'une parcelle de cacaoyers.

## Applications

La méthode a été appliquée avec succès, pour suivre l'évolution de l'intensité de la pollinisation naturelle à différentes dates dans des parcelles de cacaoyers et pour comparer la fertilité de différents clones.

### Variabilité intra-variétale

L'indice de pollinisation *a* est un bon indicateur de l'intensité de la pollinisation. Pour des valeurs proches de *a* = 0, la pollinisation est saturante. Les fleurs recevant en moyenne plus de grains de pollen qu'elles n'ont d'ovules. Pour des valeurs *a* > 1 la pollinisation est déficitaire. Les fleurs recevant en moyenne moins de grains de pollen qu'elles n'ont d'ovules.

Sur une même parcelle d'un clone de cacaoyer, on a procédé à des récoltes issues de pollinisation naturelle échelonnées à des dates différentes (figure 10.19). À titre de contrôle on a effectué des pollinisations manuelles. Le nombre d'ovules par ovaire observé suit la loi binomiale *N* = 57, *b* = 0,92. Une troncature de la distribution des graines pour l'analyse est effectuée à la classe $X_I$ = 12 qui correspond à la limite de bonne tenue des fruits sur l'arbre. Ce qui a donné les résultats suivants :

– expérience 1 : *tf* = 0,84 *a* = 1,36 (pollinisation naturelle faible) ;
– expérience 2 : *tf* = 0,91 *a* = 0,81 (pollinisation naturelle normale) ;
– expérience 3 : *tf* = 0,91 *a* = 0,35 (pollinisation naturelle forte) ;
– expérience 4 : *tf* = 0,98 *a* = 0,17 (pollinisation manuelle).

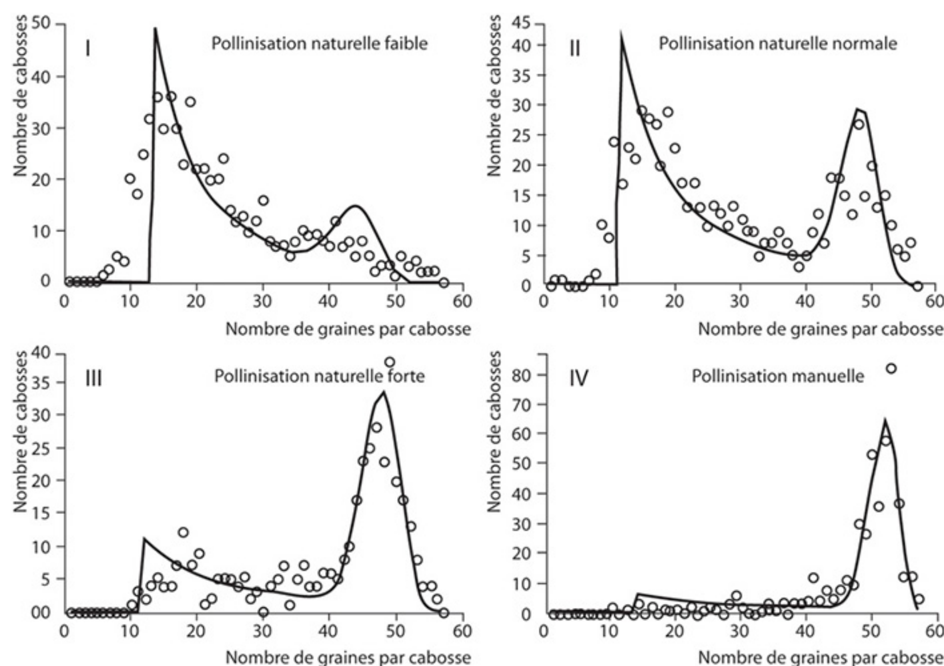



**Figure 10.19.** Variabilité intra-variétale.

**I**, **II**, **III**. Analyse de trois récoltes de cabosses issues de pollinisation naturelle et provenant d'un même clone de cacaoyer dans une même parcelle, mais à des dates différentes. **(IV)**. Comparaison avec une récolte issue de pollinisation manuelle.

Les trois courbes de pollinisation naturelle montrent une fertilité moyenne homogène, mais la pollinisation montre une forte variabilité. Le pic de saturation des ovules par les grains de pollen est quasiment absent dans la première expérience. L'effet de la chute de cabosses sous-pollinisées est particulièrement visible à droite du point de flétrissement. Dans la deuxième expérience, la distribution est bimodale et correspond à une pollinisation naturelle usuelle Dans la troisième expérience, le pic de saturation est fortement accentué ce qui correspond à une très bonne pollinisation naturelle rarement observée. Dans la quatrième expérience, la pollinisation manuelle donne une très forte saturation de pollen ($a = 0{,}17$). Peu de cabosses sont sous-pollinisées ; le taux de nouaison après fécondation manuelle était de l'ordre de 90 % tout au long de l'année, alors qu'il était de l'ordre de 20 % (Paulin, 1981) dans les fécondations naturelles. Chez ces dernières 60 % des fleurs ne reçoivent pas de pollen et pour les autres une grande partie en reçoit moins que la valeur de $X_I$ qui est la borne en deçà de laquelle les cabosses sous-pollinisées ne tiennent pas sur l'arbre. Par ailleurs, la fertilité atteint ici une valeur élevée ($tf = 0{,}98$). La raison en est sans doute que le pollen utilisé pour les fécondations manuelles était hautement compatible, alors que dans les expériences en fécondation naturelle, la fertilité est moins élevée ($tf \approx 0{,}90$), le pollen tout venant étant moins fertile.

Ces résultats expliquent en grande partie la difficulté d'utiliser les plans d'expériences basés sur l'analyse de variance pour l'amélioration variétale du cacaoyer. Les fluctuations de la pollinisation dans les parcelles perturbent la détection des bons génotypes ou les effets des intrants.

### Influence du nombre de grains de pollen sur la fructification

Les cabosses qui ont un petit nombre de graines en deçà du point de flétrissement $X_I$ ne tiennent pas sur l'arbre. Il est très rare de trouver une cabosse avec moins de cinq graines. Le décrochement est progressif. Le pourcentage de cabosses qui n'avortent pas est fonction du nombre de graines, jusqu'au moment où l'on atteint le point de flétrissement, au-delà duquel il devient constant et indépendant du nombre de graines (figure 10.19). Sur la figure 10.18, on peut mesurer l'écart entre le nombre de cabosses récoltées et celle attendues à partir de simulations, et en déduire le taux de tenue sur l'arbre en fonction du nombre de graines. Cela permet d'ajuster la partie I de la distribution de graines par cabosses. Cette méthode est indirecte. Des expériences agronomiques permettent d'avoir accès directement au processus de tenue de la cabosse en fonction du nombre de graines.

Ainsi, Falques (1995) a étudié la fécondation des fleurs en déposant du pollen avec de fines aiguilles. Passé le temps nécessaire à la fécondation (2 jours), il a coupé le style des fleurs pour compter au microscope les grains de pollen qui avaient été déposés dessus. Ceux-ci sont donc un majorant du nombre de graines attendues. La fleur est alors marquée et on suit l'évolution du fruit qui en résulte en comptabilisant les avortements. On peut ainsi lier directement le nombre de graines associées au nombre de grains de pollen et en déduire le taux de tenue sur l'arbre en fonction du nombre de graines par cabosses.

Une fonction empirique adéquate qui ajuste le pourcentage de tenue sur l'arbre en fonction du nombre de grains de pollen est :

$$F\%(x) = 87{,}7 \cdot \left(\frac{x}{51{,}4}\right)^{2{,}79} \cdot \left(1 - \exp(-\left(\frac{51{,}4}{x}\right)^{2{,}79}\right)$$

On remarque sur la figure 10.20 que les cacaoyers bien pollinisés ont des cabosses dont le taux de tenue sur l'arbre est de 90 %, valeur trouvée sur d'autres essais en pollinisations manuelles par Paulin (1981). La courbe obtenue ici est identique à celle déduite par De Reffye (figure 10.17) par comparaison avec la distribution des nombres de graines par cabosse attendus selon la loi de Pareto et celle observée des cabosses restées sur l'arbre, ce qui montre la robustesse du modèle.

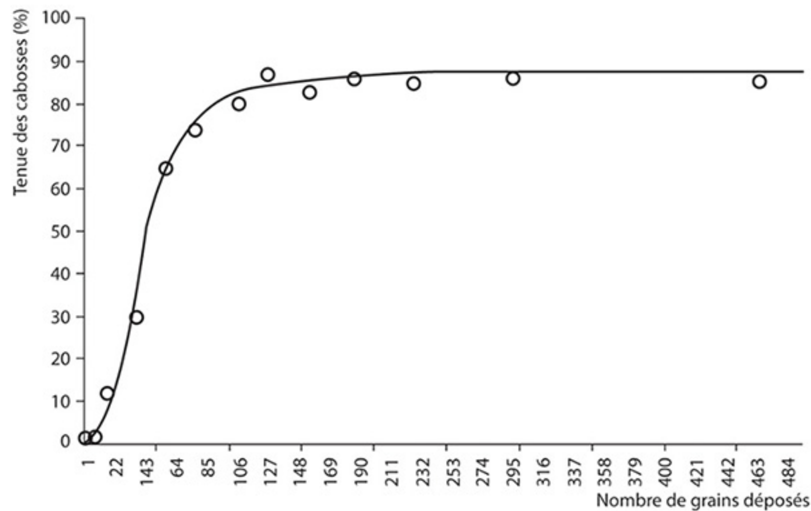



**Figure 10.20.** Taux de cabosses qui tiennent sur l'arbre en fonction du nombre de grains de pollen déposés sur la fleur (d'après Falques, 1995).

### Variabilité inter-variétale

La fertilité des fleurs de cacaoyer dépend de trois facteurs une fois ôtés les aléas de la pollinisation :

– le point de flétrissement $X_I$ en deçà duquel les cabosses ne tiennent pas sur l'arbre ;

– le nombre d'ovules par ovaire *N* qui sature le nombre de graines des cabosses en pollinisation saturante ;

– la fertilité *tf* qui donne la proportion des ovules fécondés donnant des graines.

Ces trois facteurs sont d'origine génétique et peuvent varier fortement d'une variété à l'autre, comme on peut le voir en figure 10.21.

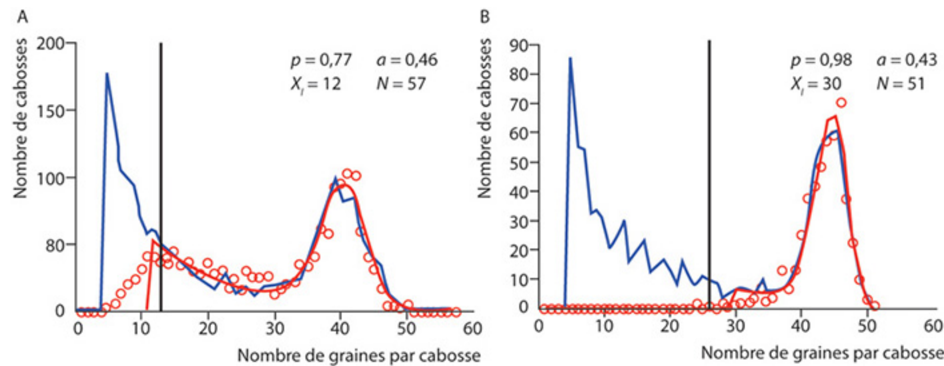



**Figure 10.21.** Comparaisons des distributions du nombre de graines par cabosse produite par un cacaoyer haut amazonien **(a)** et un amelonado **(b)** (simulé = ○, calculé = en rouge), avec un taux de pollinisation comparable.

On a figuré (en bleue) une simulation de cabosses non soumises à la chute due à la sous-pollinisation, ce qui permet de visualiser le manque à récolter.

Sur la figure 10.21 où les deux variétés ont une pollinisation comparable ($a$ = 0,46 et 0,43), on note que le point de flétrissement passe de $X_I$ = 12 à $X_I$ = 30. Le cacaoyer haut amazonien (A) retient bien les petites cabosses mais a une mauvaise fertilité. Les cacaoyers haut amazoniens sont connus pour avoir des problèmes de compatibilités polliniques. Le cacaoyer amelonado (B) ne retient pas les cabosses sous-pollinisées, en revanche il a une très bonne fertilité, due au fait qu'il est auto-compatible. Au total les deux variétés ont une production équivalente en graines.

### Étude de mélange de variétés

Un mélange de clones ou d'hybrides entraine une variabilité génétique des paramètres $X_I$, *tf*, *N*, ce qui fait que dans la distribution de graines par cabosses l'aspect bimodal tend à disparaître (figure 10.22).

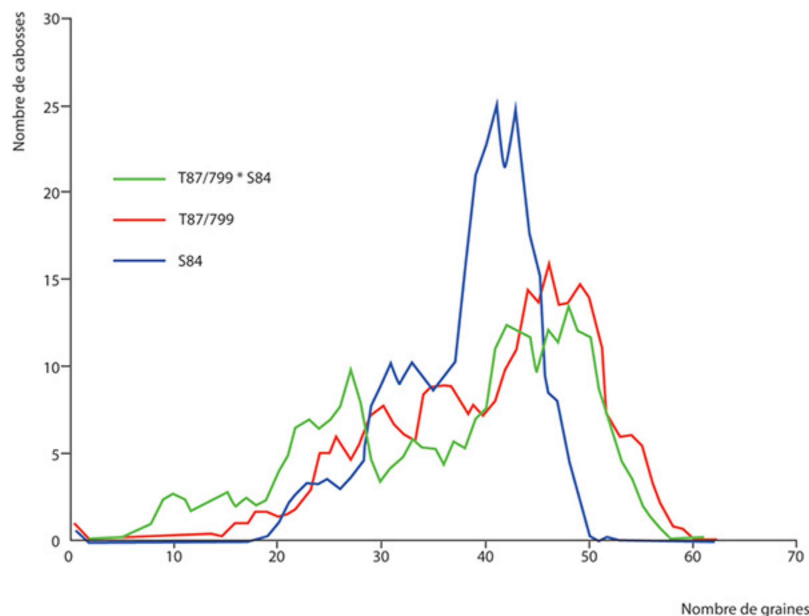



**Figure 10.22.** Distributions du nombre de graines par cabosse pour des cacaoyers issus d'un croisement (en vert) entre un haut amazonien G1 (T85/799) (en rouge) et d'un amelonado (S84) (en bleu) et leurs parents (lignes rouges et vertes).

Les comptages ont été réalisés pendant le pic de récolte sur 296 cabosses. Les données sont lissées par une moyenne mobile de fenêtre.

La distribution en graines par cabosse du croisement de la figure 10.22, (reportée figure 10.23) provient d'un mélange issu d'une descendance de haut amazonien G1 par amelonado. Le nombre de graines par cabosse est plus

étalé que sur les distributions issues d'un clone vues précédemment. Cependant, le modèle s'ajuste bien aux données (figure 10.23).

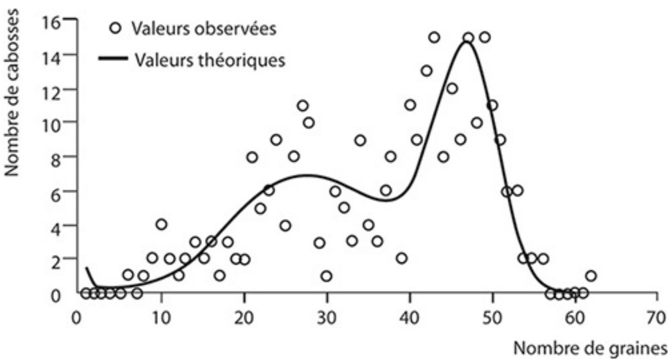



**Figure 10.23.** Distribution du nombre de graines par cabosse pour des cacaoyers issus d'un croisement entre un haut amazonien G1 (T85/799) et d'un amelonado (S84) et modélisation (en noir).

Les comptages ont été réalisés sur 296 cabosses.

Il s'agit ici d'un modèle simplifié, adapté au cas où on ne dispose que de la distribution du nombre de graines par cabosse.

L'analyse de sensibilité permet de sélectionner les 4 paramètres les plus influents ($p$, $a$, $X_I$, $V_I$) :

– les paramètres des 2 lois binomiales correspondant au nombre d'ovules par fleur et au nombre d'ovules fertiles agissent en interaction. En effet, lorsque le nombre de grains de pollen est supérieur au nombre d'ovules, c'est ce dernier qui est limitant. Il s'agit alors de la convolution de 2 lois binomiales. La probabilité d'obtenir un ovule fertile correspond au produit de la probabilité d'avoir un ovule multiplié par celle que l'ovule soit fertile. On choisit de garder une seule loi binomiale de paramètres *tf* à estimer et $N$ fixé à $N = 3$ + nombre maximal observé de graines par cabosse ;

– la loi du nombre de grains de pollen pouvant fertiliser l'ovule est une loi de Pareto de paramètres $X_0$ fixé à 0,5 et $a$, indice de pollinisation ;

– la probabilité pour une cabosse de rester sur l'arbre est définie par la fonction de distribution d'une loi normale de moyenne le point de flétrissement $X_I$ et de variance $V_I$. La fonction de chute est une sigmoïde dissymétrique (figure 10.20) que nous avons approximé par une fonction symétrique.

**Tableau 10.9.** Estimation des paramètres de fertilité sur 2 clones et leur descendance.

| | **Parent 1 : T85/799** | | **Parent 2 : S84** | | **Descendance (T85/799*S84)** | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Estimation** | **Écart type** | **Estimation** | **Écart type** | **Estimation** | **Écart type** |
| *tf* | 0,784 | 0,006 | 0,753 | 0,006 | 0,729 | 0,006 |
| *a* | 2,09 | 0,34 | 1,23 | 0,45 | 1,21 | 0,17 |
| $X_I$ | 32,9 | 2,2 | 28,1 | 3,3 | 24,4 | 1,9 |
| $V_I$ | 6,63 | 0,57 | 4,23 | 1,92 | 6,14 | 0,65 |
| *N* fixé | 62 | | 55 | | 65 | |
| Nombre moyen d'ovules fertiles (*Np*) | 48,6 | | 41,4 | | 47,4 | |

*N* et *tf* sont les coefficients de la loi binomiale (loi du nombre d'ovules fertiles), *a* le coefficient de la loi de Pareto (loi du nombre de grains de pollen fertilisants), $X_I$ et $V_I$, le point de flétrissement et la variance associée.

Lorsque la courbe n'est pas nettement bimodale (S84), le modèle peine à estimer (tableau 10.9) le point de flétrissement et la variance associée ($X_I$ et $V_I$). La figure 10.24 montre que le point de flétrissement influence essentiellement la hauteur du deuxième pic (comme le nombre de grains de pollen) et l'emplacement du premier pic.

La présence d'un mélange dans la descendance n'empêche pas le modèle d'estimer avec une bonne précision la rareté du pollen fertilisant *a*. La distribution du nombre de graines par cabosse du S84 est différente du T85/799 et de leur descendance.

L'étude de l'héritabilité des différents paramètres estimés à partir des distributions de graines par cabosses permettrait de mieux comprendre la distribution de graines d'un hybride donné. Dans l'exemple précédent, l'hybride semble avoir une moins bonne fertilité que ses deux parents respectifs. L'indice de rareté du pollen est très proche de celui d'un des deux parents (1,21 ≈ 1,23). Le nombre moyen d'ovules par ovaire de l'hybride est intermédiaire à ceux de ses deux parents. On sait que ce dernier caractère est très héritable (Raboin *et al.*, 1993). Plutôt que d'étudier l'héritabilité d'une production, résultante d'un ensemble de processus, il serait plus judicieux d'étudier les héritabilités des différents paramètres estimés.

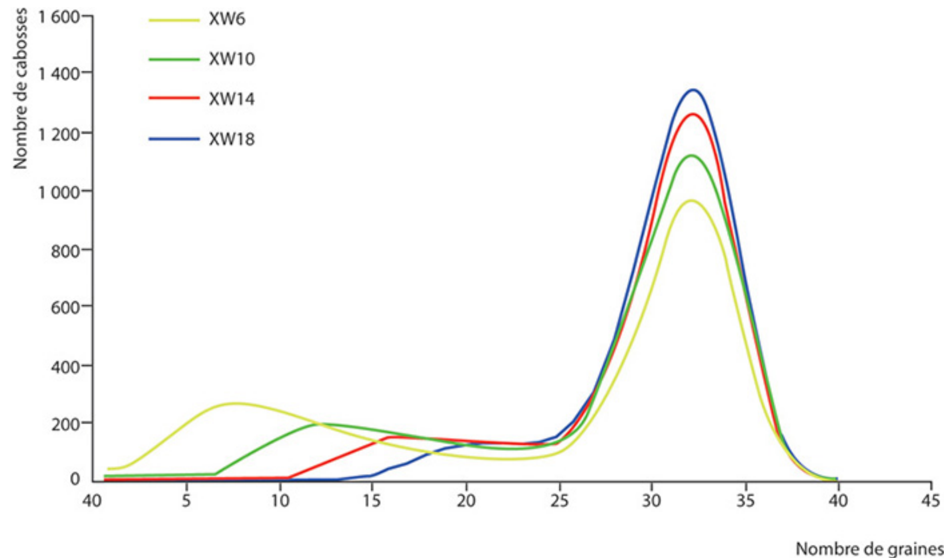



**Figure 10.24.** Distribution théorique du nombre de graines par cabosse pour 4 valeurs différentes du point de flétrissement $X_I$.

## Équation du rendement

Le temps de maturation des cabosses sur l'arbre est de six à sept mois. La récolte en nombre de cabosses $Nc(t)$ au mois $t$ dépend donc du nombre de fleurs $Nf(t-7)$, du coefficient de Pareto $a(t-7)$ au moment de la fécondation ainsi que du taux de flétrissement $X_I$.

Pour estimer le nombre de fleurs dans la parcelle, on a placé des tapis d'un $m^2$ sous les arbres, et chaque semaine on a compté le nombre de fleurs que l'on a cumulé sur le mois. Étant donné qu'en pollinisation naturelle en moyenne 80 % des fleurs tombent, les nombres de fleurs récoltées sur les tapis sont de bons estimateurs proportionnels à la production florale.

Sept mois plus tard, on récolte les cabosses et on estime la pollinisation qui a eu lieu sept mois plus tôt par le $a$ de Pareto identifié à partir de la distribution de graines.

Si $X_I$ est le nombre minimum de graines (point de flétrissement) au-delà duquel les cabosses restent accrochées sur l'arbre, le nombre de cabosses attendu à la récolte sept mois plus tard est donné par l'équation :

$$Nc\,(t+7) = K \cdot Nf\,(t) \cdot \left(\frac{X_0}{X_I}\right)^{a(t)} \text{(équation du rendement)}$$

$K$ est un facteur de proportionnalité. Cela suppose que les attaques diverses d'insectes et fongiques fluctuent peu en intensité et qu'elles sont indépendantes du nombre de graines. La figure 10.25 montre les fluctuations mensuelles de la floraison et de la pollinisation sur une période de deux ans et demi dans une parcelle d'amelonado de la station de Bingerville.

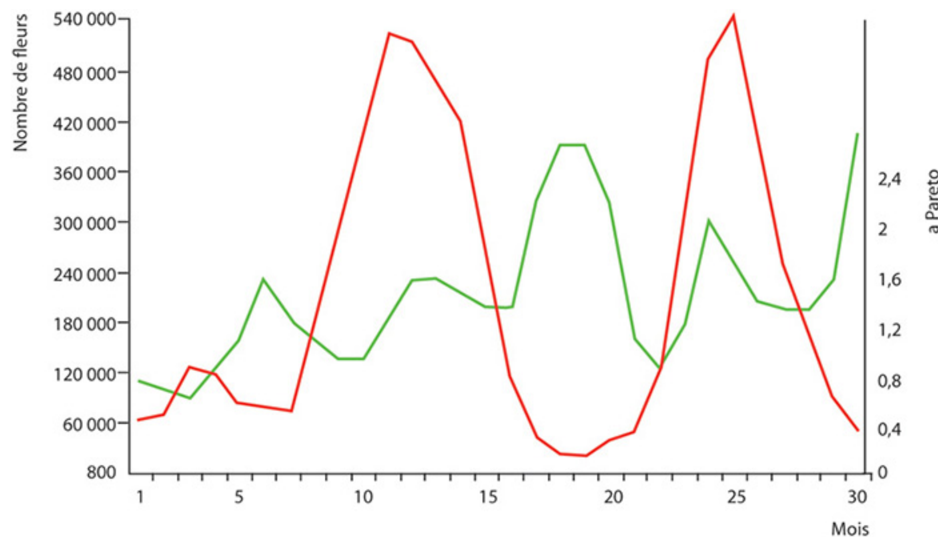



**Figure 10.25.** Évolution mois par mois (début en mars) de la production de fleurs *Nf* (en rouge) et de l'indice *a* de Pareto (en vert) dans une parcelle d'amelonado.

On constate des pics importants de floraisons et des périodes stériles. Parallèlement, l'indice *a* de Pareto fluctue, indiquant des fluctuations de pollinisation. Si *Nf*(*t* – 7) est fort, la production de cabosses *Nc*(*t*) peut être annulée par une pollinisation faible (*a*(*t* – 7) fort) et inversement un minimum de floraison peut donner une bonne récolte si la pollinisation est bonne (*a*(*t* – 7) faible).

L'application de l'équation du rendement a donné des résultats conformes à la prévision, comme on peut l'observer en figure 10.26. La corrélation entre les productions observée et calculée est élevée ($r$ = 0,91). L'opération a été conduite parallèlement sur deux autres parcelles et dans deux stations où les données de floraison et de pollinisation sont complètement différentes. Les corrélations entre les productions observées et calculées sont de même qualité.

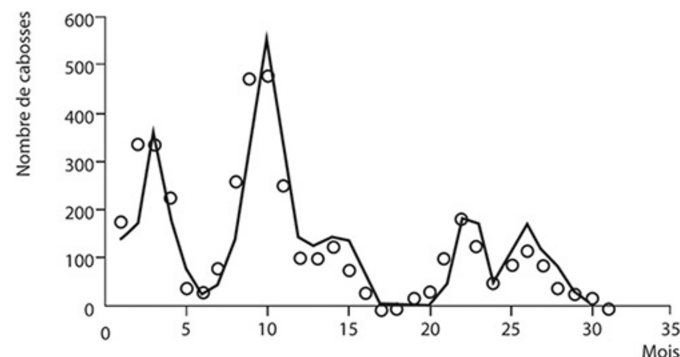



**Figure 10.26.** Prévisions mensuelles de l'équation du rendement en nombre de cabosses récoltées (ligne), par rapport aux observations (points) (corrélation $r$ = 0,91).

Elles sont déduites des fluctuations de la floraison et de la pollinisation de la figure 10.20, sept mois plus tôt.

Le rapport entre la pollinisation et la production du cacaoyer est donc bien cerné par le modèle mathématique de la fertilité. Les composantes du rendement (nombre d'ovules, point de flétrissement, taux de transformation d'ovules en graines) dont le caractère est génotypique et complètement séparé de la pollinisation qui est un facteur en partie environnemental. Sa prédominance peut masquer notablement les qualités intrinsèques d'une variété, ce qui perturbe les plans expérimentaux.

## ⏩ Cas de la fertilité du colza

Le colza a fait l'objet d'une étude sur les modalités de la production de graines par la plante, en adaptant le modèle générique présenté sur les plantes précédentes. Les expérimentations se sont déroulées sur la station Inra de

Grignon (Wang *et al*., 2014).

L'inflorescence est un racème. L'ovaire de la fleur contient une trentaine d'ovules et évolue en silique après fécondation. Les siliques sont disposées en séries le long de la tige du racème (figure 10.27).

Comme pour le cacaoyer, il s'agit de déterminer les composantes de la production de graines à savoir :
- la distribution du nombre d'ovules/ovaires ;
- la distribution du pollen sur les styles ;
- la fertilité des ovules ;
- l'avortement des siliques en fonction du nombre de graines.

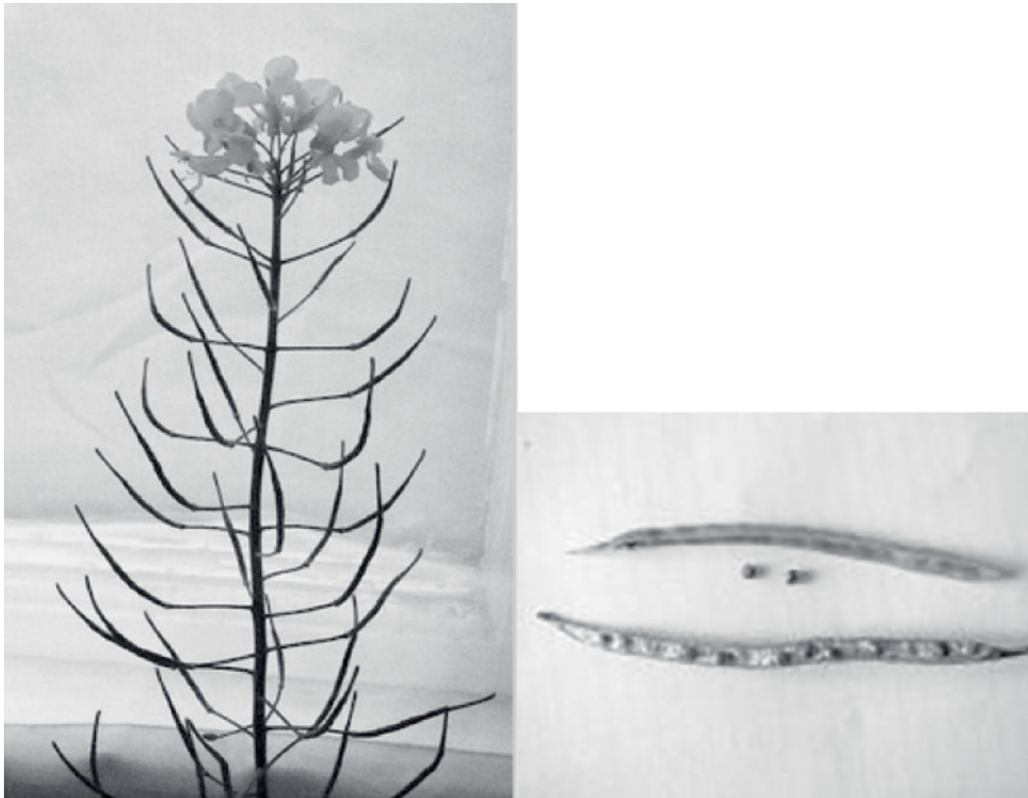


**Figure 10.27.** Racème de colza avec fleurs et siliques. Détails des siliques avec leurs graines.

La distribution du nombre d'ovules par ovaire est uni modale et s'ajuste bien à une loi binomiale ($N$ = 54, $b$ = 0,57, figure 10.28). On notera que la variabilité est importante (entre 20 et 40 ovules/ovaires).

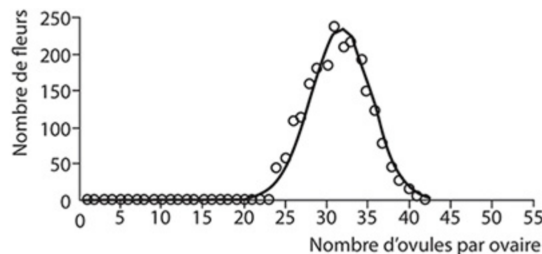



**Figure 10.28.** Distribution du nombre d'ovules par ovaire compté à la binoculaire pour une variété de colza (échantillon de 2151 fleurs. Inra, Grignon).

Contrairement au cacaoyer, il n'a pas été possible techniquement de compter les grains de pollen. La solution choisie est d'exploiter la méthode inverse pour optimiser l'ajustement de la distribution du nombre de graines par silique qui est déformée par la distribution des grains de pollen par style en cas de sous-pollinisation.

Un grand nombre de siliques (2250) ont été récoltées sur 45 racèmes de la variété de colza (Mendel) choisie. Les siliques sont classées en série selon leur rang (1 à 50) à partir de la base de la tige. On constate que le nombre d'ovules par ovaire est constant selon le rang de même que la fertilité.

Il existe un taux d'avortements de siliques que l'on compte avec précision. Celui-ci dépend du nombre de graines par siliques. Par ailleurs, il y a une distribution de pollen qui est inconnue. La puissance de la méthode inverse est de proposer des lois empiriques, pour la distribution du pollen et le taux d'avortement, fonctions du nombre de graines et dont on optimise les paramètres pour ajuster au mieux la distribution observée des graines par silique.

Pour la distribution du pollen, on a testé 3 lois :

– la loi de Pareto ;
– la loi binomiale négative ;
– la loi log normale de paramètres ($m$, $\sigma$).

Le choix entre ces lois se fait sur celle qui donne le meilleur ajustement au modèle avec la plus petite somme des carrés d'écart.

Pour la loi de mortalité des siliques, on a choisi une loi bêta discrétisée (50, *Ba*, *Bb*). (On aurait pu choisir la loi retenue pour le cacaoyer qui donne des formes équivalentes). Ici encore, la méthode des moindres carrés non linéaire donne de bons résultats et la distribution du nombre de graines par silique est bien ajustée par le modèle (figure 10.29). Le nombre d'ovules par ovaire est distribué selon la loi binomiale $N = 54$ ; $b = 0,57$. On trouve pour la fertilité $tf = 0,88$. La loi de pollen qui donne le meilleur ajustement est la loi log normale de paramètres $m = 3,41$ et $\sigma = 0,47$ (figure 10.30a). La loi qui donne le taux d'avortement en fonction du nombre d'ovules est la loi bêta (54, 1,95, 5). Seul le deuxième paramètre est estimé (figure 10.30b).

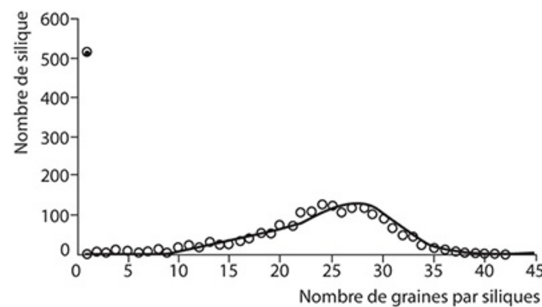



**Figure 10.29.** Distribution du nombre de graines par siliques dans une récolte obtenue en pollinisation naturelle.

On notera que le nombre de siliques avortées à cause de la sous-pollinisation et mises dans la classe 0 est bien estimé, car contrairement au cacaoyer la classe 0 fait partie de la distribution.

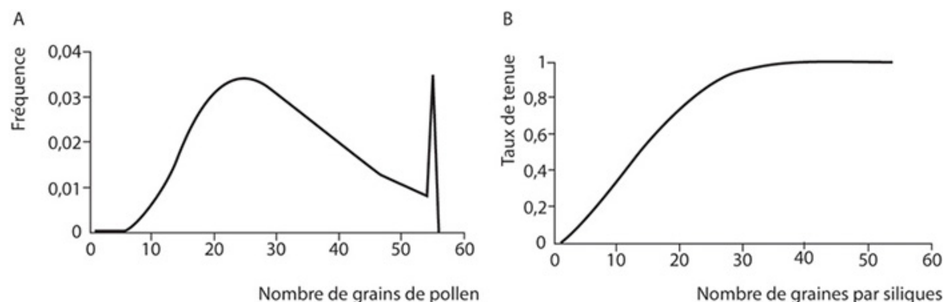



**Figure 10.30.** Fréquence des grains de pollen par fleur et des graines par silique.

**a** : distribution théorique (loi log normale tronquée) du nombre de grains de pollen par fleur. La pollinisation est déficitaire et peu de fleurs sont saturées de pollen. On notera la différence à l'origine avec la loi de Pareto. **b** : le taux de tenue (viabilité) d'une silique sur la tige est fortement dépendant du nombre de graines comme pour le cacaoyer. Il faut au minimum 30 graines pour que le taux d'avortement soit négligeable.

En définitive, le modèle du cacaoyer s'adapte bien au colza. Comme pour le cacaoyer, il y a une perte de la production de graines pour la récolte à cause de la sous-pollinisation, même si elle est moins importante, elle n'en est pas moins significative et de l'ordre de 25 %. On ne dispose que de 2 années d'expérimentations pendant

lesquelles tous les paramètres du modèle se sont montrés stabilisés. Il y a lieu tout de même de suspecter que la pollinisation soit susceptible de varier, ce qui aurait une incidence sur le rendement.

## ⏩ Cas du soja

Une étude a été réalisée sur le soja en Chine à la CAU, afin de contrôler la production de graine. Le soja est une herbacée qui porte des verticilles de gousses disposées en séries sur la tige (figure 10.31).



**Figure 10.31.** Tige de soja avec des gousses.

Le nombre $N$ d'ovules par ovaire est faible mais variable ($N < 6$) et distribué selon la loi binomiale (5, 0,89). Le nombre de graines dans les gousses est une loi composée de la loi du nombre d'ovules associée à la loi de la fertilité : $tf = 0{,}79$. Il existe un léger avortement des gousses probablement insuffisamment fécondées. La figure 10.32 montre les caractéristiques de la production de graines chez le soja.

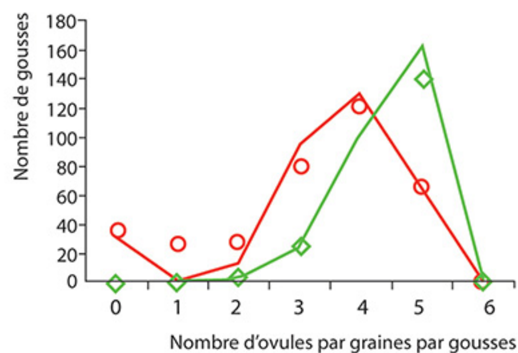



**Figure 10.32.** Caractéristiques de la production des fleurs chez le soja.

Distribution des nombres d'ovules par ovaire observé (◊) ajustée à la loi binomiale (5, 0,89) en vert ; distribution des nombres de graines (○ : observés et lignes rouges : ajustés) par gousse. La fertilité calculée est *tf* = 0,79 et elle tasse la distribution des graines par rapport à celle des ovules.

Ici encore, on constate que le nombre d'ovules par ovaire s'ajuste bien à une loi binomiale et que le nombre de graines par gousse s'en déduit par le paramètre constant *tf* qui caractérise la fertilité (*tf* = 0,79). On a cumulé dans la classe 0 les gousses avortées qui sont en léger surnombre par rapport au nombre attendu par le seul jeu de la fertilité. Cela peut venir d'une dérivation (comme pour le caféier) ou d'un défaut de pollinisation.

## ⏩ Cas du maïs

En 1979, Edmaedes et Daynard (Edmeades *et al*., 1979) ont observé les distributions des poids de grains dans les épis de maïs pour 4 différentes densités (5, 10, 15, 20 plantes/m$^2$). On peut supposer que ces distributions sont de même nature que celles du nombre de grains par épi (figure 10.30) si on se base sur le poids moyen d'un grain.

À faible densité (5 plantes/m$^2$) la courbe est unimodale, centrée sur 130 grains, ce qui suggère une saturation en pollen qui se compose avec la distribution du nombre d'ovules par épi.

Avec l'augmentation de la densité, la distribution devient progressivement bimodale et le mode des poids de grains baisse en valeur et en fréquence. Ce qui suggère des grains plus petits avec ou non une diminution du nombre d'ovules à l'origine. L'important est l'apparition du deuxième mode qui suggère exactement une loi de Pareto comme pour le cacaoyer. L'augmentation de la densité diminuerait donc la dissémination du pollen et les épis seraient sous-pollinisés. Cette hypothèse n'est pas évoquée par les auteurs de l'article précédemment cité qui suppose l'existence d'un taux d'assimilation déficitaire qui empêche la formation des grains avec l'augmentation de la densité. Dans ce chapitre, l'hypothèse logique d'une sous-pollinisation doit être prise en considération.

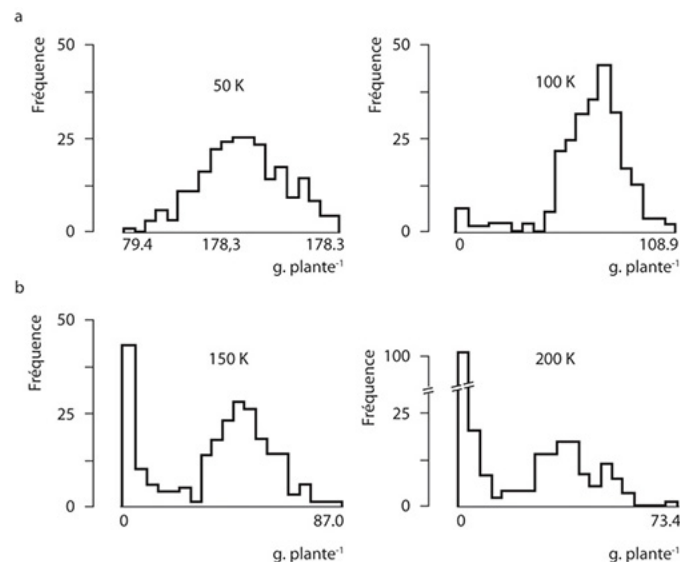



**Figure 10.33.** Distribution du poids des grains de maïs par épis à 4 différentes densités (5, 10, 15, 20 plantes/m$^2$). Avec l'augmentation de la densité, les distributions deviennent bimodales.

## ⏩ À retenir

L'analyse des distributions du nombre de graines par fruit s'est révélé un outil statistique précieux pour préciser les mécanismes quantitatifs de la production de graines. Il faut que ces distributions soient suffisamment fournies pour voir apparaître des déviations par rapport à un schéma théorique simple ne dépendant que du nombre d'ovules par fleur et qui révèlent statistiquement des phénomènes cachés comme la sous-pollinisation ou la dérivation d'une catégorie de fruit dans une autre.

Le nombre de graines dans les fruits d'une espèce donnée suit une distribution statistique. Celle-ci est une loi composée de la distribution du nombre d'ovules par ovaire et de la distribution du nombre de grains de pollen fécondants déposés sur les styles des fleurs. Certaines plantes ont un petit nombre d'ovules fixe (2 chez le caféier, 3 chez le palmier). Dès que ce nombre augmente la distribution devient unimodale et s'ajuste bien à une loi binomiale.

On définit un taux de fertilité comme la proportion d'ovules fécondés qui donne une graine. Cette proportion génère une loi binomiale. La distribution de graines par ovaire est proche de cette loi. Elle suit des lois binomiales simples si le nombre d'ovules par ovaire est constant (caféier), ou composées s'il est distribué selon une loi binomiale (soja, colza).

La pollinisation apparaît comme un facteur limitant pour la production de graines chez le palmier, le cacaoyer et le colza. L'analyse des distributions de graines observées, comparées aux distributions théoriques si le pollen était saturant, permet d'identifier les distributions déficitaires de pollen et de préciser la part de l'environnement dans la production de graine par rapport à la part génétique liée au taux de fertilité. Cette composante environnementale est nécessaire pour tirer parti des essais agronomiques.

L'analyse des distributions de graines par ovaire permet également de mettre en évidence des phénomènes d'avortement d'ovules indépendants de la fertilité et qui caractérisent des aspects trophiques comme la compétition entre graines (chez le palmier) ou la dérivation des ovaires en fruits stériles (chez le caféier).

# Chapitre 11

# Méthodes inverses et identification paramétrique de modèles d'architecture végétale

Philippe de Reffye, François Houllier, Paul-Henry Cournède

ZhiGang Zhan, Stéphane Chemouny, MengZhen Kang, Amélie Mathieu, Rui Qi ont contribué à ce chapitre.

Comment, en analysant l'architecture d'une plante, remonter aux paramètres qui pilotent son développement et sa croissance, et reconstituer en tout et parties les volumes des organes en situation dans la structure ? Cette démarche est appelée « méthode inverse ». À première vue, l'aspect complexe des structures végétales avec leur composante stochastique a de quoi décourager ! Il faut évidemment se placer en absence de stress (végétal !) pour ne pas multiplier les difficultés ! Cela veut dire que le développement est suivi en temps thermique et que l'environnement climatique est stabilisé. Dans ces conditions, l'étude de la croissance et de l'architecture gagne une autonomie vis-à-vis de l'écophysiologie. Les cycles de croissance sont des étapes de construction de la plante, rendues indépendantes du temps calendaire. La biomasse fabriquée ne dépend que du nombre cumulé d'étapes et non de la durée de la construction.

La confrontation d'un modèle avec la réalité est une nécessité, quitte à le réfuter s'il n'est pas adapté. Elle se fait sur des jeux de données mesurées sur les plantes que l'on ajuste au mieux aux sorties du modèle en optimisant les paramètres. Dans une phase préparatoire, les simulations des plantes computationnelles issues du modèle jouent un rôle essentiel pour étudier la faisabilité de l'estimation, c'est-à-dire l'identifiabilité du système. Ces données synthétiques produites par simulation du modèle représentent sa réalisation idéale, qui ne peut approcher la réalité qu'imparfaitement. Les mesures, extraites des plantes computationnelles simulées, doivent être collectées et enregistrées dans une base de données, comme si elles avaient été réalisées sur des vraies. Les mesures doivent correspondre à des expressions issues du modèle mathématique. Sans théorie, il n'y a pas de mesures valables. Ensuite, il faut définir et appliquer un algorithme qui permet d'estimer les paramètres cachés du modèle en ajustant au mieux les valeurs calculées aux observations. Enfin, la maîtrise des méthodes inverses sur les plantes computationnelles simulées permet de confronter le modèle à la réalité, tout en sachant qu'il est plus ou moins adapté à celle-ci.

## ⏩ Limitations de l'usage de la structure topologique des plantes

Dans les cas simples, il est possible de coder et d'enregistrer intégralement une plante sous la forme d'une structure topologique qui la décrit entièrement et qui contient toutes les données relatives aux organes individuels. C'est ce que le projet AmapMod, initié par les chercheurs Blaise et Elguero et amélioré ensuite par Godin et Guédon dans les années 1990, a réalisé. Cependant, la méthode trouve vite ses limites.

D'une part, une partie importante de l'information n'est pas accessible : on parle statistiquement de données incomplètes ou latentes. Dans les cas des plantes herbacées (chrysanthème) les ramifications en début d'expansion sont trop embryonnaires pour être détaillées au niveau des organes. De même, dans le cas des plantes ligneuses à croissance indéterminée, à cause de la sénescence (chute des organes et des axes morts), une partie importante de l'information est perdue. Dans le cas stochastique, on ne connaît pas le nombre de cycles de développement qui sépare l'émission de deux phytomères successifs sur un même axe, ou bien le retard associé à une ramification. La structure topologique de la plante mesurée ne contient donc que partiellement l'information liée à l'âge chronologique ; les dates de création des organes et les dates d'avortement des méristèmes sont perdues…

Dans le cas des arbustes et des arbres, le nombre de phytomères peut se compter en milliers, voire en centaine de milliers. On ne peut plus saisir la structure topologique qui est trop volumineuse. Les nouvelles technologies laser (Lidar) permettent d'enregistrer le squelette 3D d'un arbre d'une taille déjà appréciable. Mais celui-ci ne donne pas l'information relative aux détails des phytomères et aux UC contenues dans les axes. Le squelette qui est connu seulement comme une forme géométrique n'est pas directement utilisable pour l'estimation des paramètres du fonctionnement. De surcroît, les axes fins sont souvent non numérisés et la présence des organes génère des occlusions, « bruitant » la restitution du squelette.

D'un point de vue numérique, la méthode peut se révéler impraticable dans le cas des simulations d'arbres qui donnent des structures topologiques trop volumineuses. Les temps de calcul et de parcours de telles structures deviennent trop longs et la mémoire disponible des ordinateurs sature rapidement.

Néanmoins, d'un point de vue théorique, le codage de la structure topologique et sa manipulation qui s'apparente à la théorie des graphes, intéresse les informaticiens. Il est au cœur de plateformes comme AmapMod (C. Godin) et Xplo (S. Griffon) au Cirad ou GroIMP (W. Kurth) à l'université de Göttingen.

L'automate botanique du modèle GreenLab peut calculer directement en mode matrice les nombres d'organes par cohorte (chapitre 4), ce qui permet de calculer la demande de la plante à chaque cycle de développement. Par ailleurs, la notion de surface de production permet de supprimer toute référence à l'architecture pour calculer l'interception de la lumière par le feuillage et la production de biomasse à chaque cycle de croissance. Ceci est suffisant pour reconstruire toutes les séries organiques de la plante, pour tous ses types d'axes. Dans ces opérations, la structure topologique n'intervient pas. Ainsi, avec une vitesse de calcul surprenante, le mode matrice calcule les cohortes et construit toutes les séries organiques de la plante, sans avoir à la représenter. Elle est, en quelque sorte, connue en pièces détachées.

Cependant, le mode matrice échoue à calculer les plantes dont la croissance n'est pas synchronisée avec le développement, comme pour les herbacées qui font de la basipétalie (colza, chrysanthème) (chapitre 7). Pour ces petites plantes, le mode liste reste efficient car la structure comporte peu de phytomères.

Pour pallier aux difficultés liées à la description de la structure végétale, on propose dans ce chapitre une nouvelle méthode d'échantillonnage sur les plantes. Cette méthode précise les mesures nécessaires pour estimer les paramètres du fonctionnement des méristèmes (méthode des cimes) et des organes sources-puits (méthode des séries organiques) qui contrôlent respectivement le développement et la croissance de la plante. Les plantes computationnelles simulées servent à la mise au point de ces deux méthodes. Différents types de plantes sont considérés : des ligneuses et des herbacées, à croissance continue ou rythmique avec ou sans mortalité. Ce chapitre permet de comprendre l'application du modèle GreenLab aux plantes cultivées, telle qu'elle est exposée dans les chapitres 12 et 13.

## ⏩ Analyse des cimes

Le but de l'analyse des cimes est de trouver, par méthode inverse, le fonctionnement des méristèmes des axes végétatifs à partir des mesures relevées sur l'architecture et qui concernent le développement (c'est-à-dire les nombres et les types de phytomères produits). On retrouve la cinétique du développement à partir des données statiques de la structure.

### Description d'une cime

Les branches d'une cime se ramifient du sommet vers la base sur les phytomères de la tige, elles sont caractérisées par leur rang. Selon l'espèce, le nombre de bourgeons axillaires par phytomère (verticille) peut changer (1 pour le peuplier, 2 pour l'érable, 3 pour le catalpa, etc.). Sur les conifères, on peut regrouper les branches en pseudo verticilles. Pour un rang donné $K$ sur la tige, il y a plusieurs configurations possibles pour chacune des branches portées par le nœud associé :

- absence de branche, le méristème axillaire est toujours en dormance ou il a avorté ;
- branche morte, elle a été initiée, puis son méristème terminal a avorté ;
- branche vivante, elle a produit $X$ phytomères.

On appelle « couple de branches », deux branches vivantes appareillées sur une tige. Dans le cas des espèces comme le caféier qui ont deux axillaires par nœud, un couple est formé par les deux branches vivantes d'un verticille. Dans le cas où il n'y a qu'un axillaire par nœud (cotonnier), on étendra cette notion au cas de branches vivantes portées par le nœud courant et $L$ nœuds adjacents (en pratique, $L$ = 1, on considère rarement plusieurs nœuds successifs).

On peut définir des statistiques du nombre de phytomères par branches, selon les rangs, à partir du sommet. Ainsi, sur l'échantillon de 3 cimes de la figure 11.1, on a au :

- rang 1 : absence de branches ; moyenne $X$ = 0 ; variance $V$ = 0 ;
- rang 2 : deux branches vivantes ; moyenne $X$ = 1,5 ; variance $V$ = 0,5 ;
- rang 3 : une branche vivante ; moyenne $X$ = 2 ; variance $V$ = 0 ;
- rang 4 : trois branches vivantes ; moyenne $X$ = 2 ; variance $V$ = 1 ;
- rang 4 : un couple (rang 4 rang 5) ; moyenne $X$ = 2,5 ; variance $V$ = 0,5 ;
- rang 5 : une branche vivante, deux branches mortes ; moyenne $X$ = 3.

Nous considérons ici l'estimateur sans biais de la variance. De manière générale, chaque rang $K$ permet l'obtention de cinq variables caractéristiques :

- le taux de branches ramifiées ;

– le taux de branches mortes ;
– la moyenne inter-tige du nombre de phytomères par branche ;
– la variance inter-tige du nombre de phytomères par branche ;
– la variance intra-tige du nombre de phytomères par couple.

Ces statistiques dépendent évidemment du fonctionnement stochastique des méristèmes qui édifient la cime.

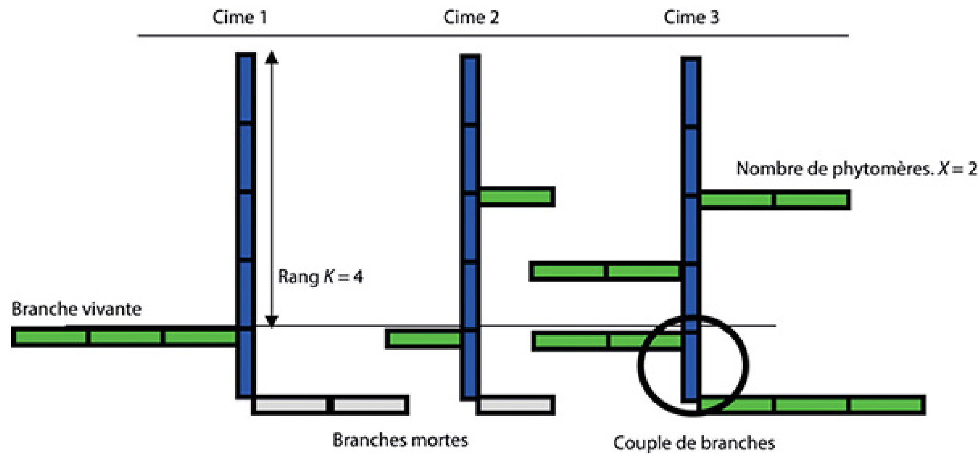



**Figure 11.1.** Description de 3 cimes.

Les branches vertes sont vivantes, les branches grises sont mortes et ne sont pas prises en compte dans le dénombrement du nombre de phytomères sur les branches.

## Importance de la loi binomiale négative dans la méthode des cimes

Au rang $K_1$ à partir du sommet, l'âge chronologique du phytomère est distribué selon une loi binomiale négative $BN(K_1, b_1)$ où $b_1$ est le paramètre du processus de Bernoulli affecté au fonctionnement du méristème de la tige (chapitre 2). La loi binomiale négative (loi de Pascal) caractérise le nombre d'essais nécessaires pour obtenir le nombre de succès voulus. Ici, les essais correspondent aux cycles et les succès correspondent à la création d'un phytomère et les échecs aux pauses. Le rang caractérise donc le nombre de succès (puisqu'il comptabilise les phytomères réalisés), et les pauses qui sont cachées, augmentent l'âge chronologique du phytomère apparu au rang $K_1$ : cet âge chronologique a pour minimum $K_1$ (il faut au moins $K_1$ cycles pour construire $K_1$ phytomères) et il est majoré par l'âge de l'arbre en cycles. Une fois l'âge chronologique $K_2$ de la branche attribué, le nombre de phytomères de celle-ci va dépendre du processus de Bernoulli de paramètres $B(K_2, b_2)$. La distribution du nombre de phytomères des branches situées au rang $K_1$ suit donc une loi composée de la loi de Bernoulli de paramètre $b_2$ par la loi binomiale négative de paramètres $BN(K_1, b_1)$. Si le rapport de rythme $w$ est différent de 1, il faut multiplier l'âge de la branche $K_2$ par $w$.

## Formules des cimes

On dispose d'un modèle théorique de développement et de données statistiques. Celles-ci se traduisent, au rang $K_1$ à partir du sommet, en pourcentage de nœuds ramifiés ou vides, en pourcentage de branches mortes ou vivantes et en une distribution de nombre de phytomères pour les branches vivantes dont on considère la moyenne et la variance. Ces statistiques dépendent des processus stochastiques qui les engendrent, et il s'agit ici de trouver les relations qui les relient aux paramètres du développement. Ces relations sont illustrées dans la figure 11.2. On notera $X_{i,K}$ le nombre de phytomères de la branche située au rang $K$ sous le sommet de la plante $i$.

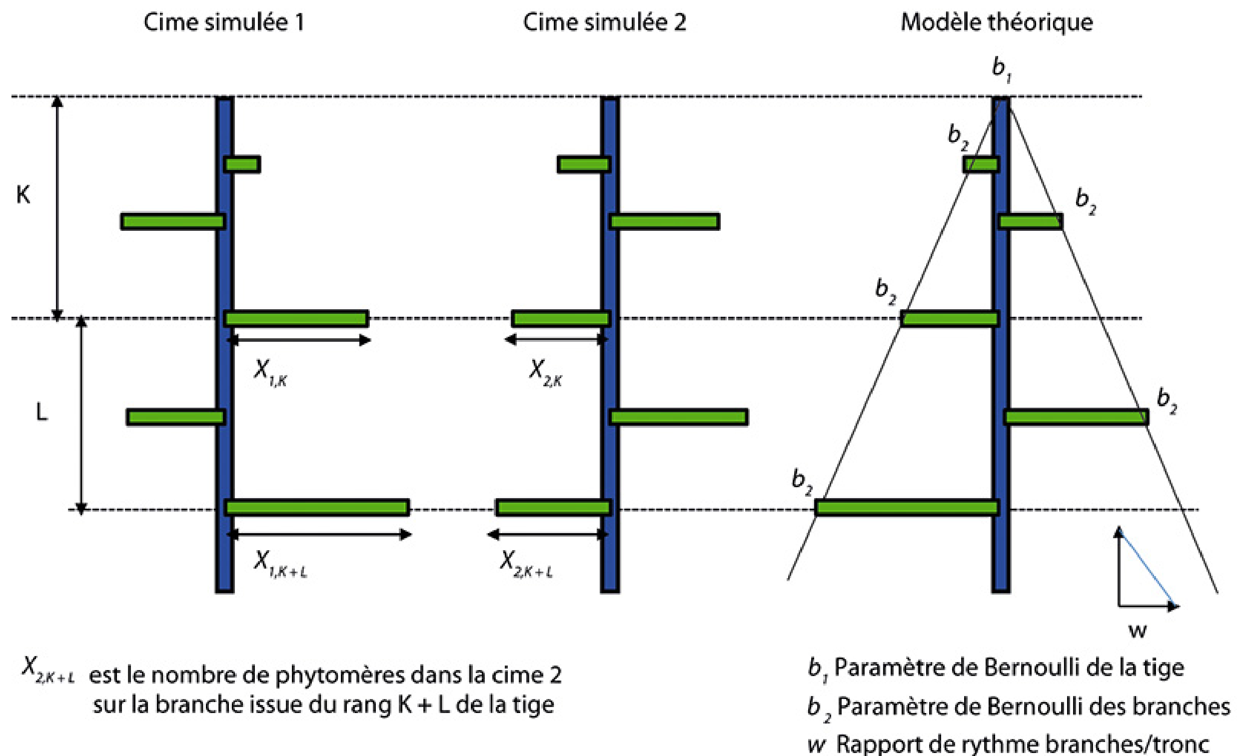



**Figure 11.2.** Schéma du repérage des branches dans l'analyse des cimes.

Le modèle de développement ne dépend que des trois paramètres $b_1$, $b_2$ et $w$. La simulation produit des cimes aléatoires sur lesquelles on peut effectuer des statistiques. Les moyennes et les variances du nombre de phytomères par branche au rang $K$, s'expriment en fonction des paramètres des binomiales de la tige ($b_1$) et des branches ($b_2$) et du rapport de rythme $w$.

### Calcul des probabilités des processus de Bernoulli des méristèmes tiges-branches et du rapport de rythme

On considère uniquement les branches vivantes. On dispose de $N$ cimes que l'on a observées au rang $K$. On peut calculer à ce rang une moyenne $X_k$ et une variance $V_k$ du nombre de phytomères sur ces branches, qui s'expriment en fonction des paramètres $w$, $b_1$, $b_2$. On établit les formules suivantes.

**Moyennes inter-tiges**

$$\overline{X_K} = \frac{\sum_{i=1}^{N} X_{i,K}}{N}$$

et la valeur théorique est :

$$X_K = w\frac{K}{b_1}b_2$$

**Variances inter-tiges issues de la composition des lois binomiales tige-branche**

$$\overline{V_K} = \sum_{i=1}^{N} \frac{\left(X_{i,K} - \overline{X_K}\right)^2}{N-1}$$

et la valeur théorique est :

$$V_K = w\ \frac{K}{b_1}\ b_2\,(1-b_2) + (\,w\,b_2\,)^2\ \frac{K\,(1-b_1)}{{b_1}^2}$$

Ces deux statistiques sont insuffisantes car il y a trois paramètres à estimer. La troisième est fournie par la variance $v_k$, variance intra-tige du nombre de phytomères par couple de branches (branches portées par des nœuds distants de $L$ rangs (si $L = 0$ les branches sont portées par le même nœud).

**Variances intra-tiges**

$$\overline{v_K}(L) = \frac{\sum_{i=1}^{N}(X_{i,K}-X_{i,K+L})^2}{2N}$$

et la valeur théorique est :

$$v_K = w\,b_2\ (1-b_2)\,\frac{K+\frac{L}{2}}{b_1} + (\,w\,b_2\,)^2\ \frac{L\,(1-b_1)}{2\,{b_1}^2} + (\,w\,b_1\,)^2\ \frac{L^2}{2\,{b_2}^2}$$

On peut visualiser, en figure 11.3, les évolutions simulées (sur un échantillon de 250 tiges) calculées par les formules précédentes, des moyennes et des variances inter et intra-tiges en suivant les rangs de phytomères du sommet vers la base de l’arbre. Les variances intra tiges (avec $L = 1$) sont situées nettement en dessous des variances inter tiges. C’est ce décalage qui permet le calcul des trois paramètres, $w$, $b_1$ et $b_2$. Sur la figure 11.3, les simulations ont été calculées avec $b_1 = 0{,}9$, $b_2 = 0{,}8$, $w = 0{,}7$.

Les équations précédentes se résolvent. On a ainsi trois expressions qui donnent les solutions pour les valeurs de $w$, $b_1$, $b_2$, au rang $K$ à partir du sommet.

$$1-b_2 = \frac{1}{X_K}\left(v_K - \frac{L}{2}\ \left(\frac{V_K}{K} + L\left(\frac{X_K}{K}\right)^2\right)\right)$$

$$1-b_1 = \frac{1}{{X_K}^2}\left(K\ \left(V_K - v_K + \frac{1}{2}\left(\frac{L.\,X_K}{K}\right)^2\right) + \frac{L.\,V_K}{2}\right)\quad (1)$$

$$w = \frac{b_1}{b_2}.\,\frac{X_K}{K}$$

Dans la pratique, on choisit $L = 0$ pour les plantes qui ont deux axillaires par nœud comme le caféier, ou $L = 1$ pour les plantes qui ont un seul axillaire et des branches adjacentes comme le cotonnier.

En particulier, pour $L = 0$, dans le cas de deux axillaires par phytomère, les équations 1 se simplifient et s'écrivent :

$$1 - b_2 = \frac{v_K}{X_K}$$

$$1 - b_1 = \frac{K\,(V_K - v_K)}{{X_K}^2}$$

$$w = \frac{b_1}{b_2} \cdot \frac{X_K}{K}$$

On pourra donc trouver les valeurs de ces trois paramètres grâce aux estimations de $X_K$, $V_K$ *et* $v_K$ calculées à partir de mesures sur des échantillons. Si ces paramètres ne dépendent pas du rang *K*, les valeurs de *w* et $b_1$ *et* $b_2$ peuvent gagner en précision en faisant les moyennes des valeurs obtenues sur tous les rangs *K* mesurés.

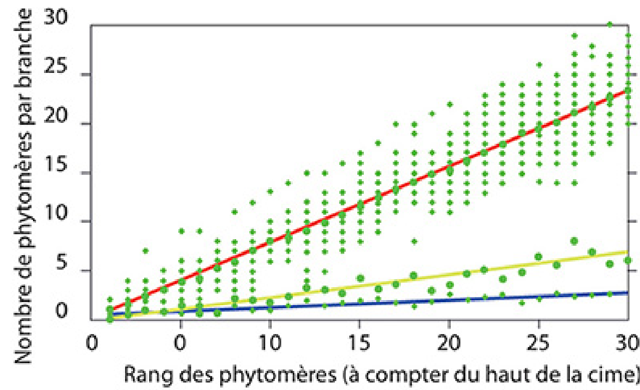



**Figure 11.3.** Résultats de la simulation d'une cime avec les paramètres $b_1$ = 0,9, $b_2$ = 0,8, *w* = 0,7.

Les petits points représentent les valeurs simulées du nombre de phytomères par branches pour tous les rangs des 250 tiges. La droite pleine représente la moyenne théorique, elle passe à travers le nuage des gros points qui représentent la moyenne des simulations selon les rangs. En dessous, la droite en tirets représente l'évolution de la variance théorique inter tige qui passe bien également à travers les points des variances simulées pour tous les rangs. La droite en pointillés représente l'évolution de la variance intra tige qui une nouvelle fois passe à travers les points des variances simulées pour tous les rangs.

Le calcul des paramètres du développement a été rendu possible par la fourniture au modèle des moyennes et des variances mesurées sur les cimes aux différents rangs sélectionnés le long de la tige.

### Cas des systèmes incomplets

Parfois, on n'a pas suffisamment de couples de branches vivantes pour calculer les variances par couples. Dans un cas de système qu'on appellera ici « système incomplet » on peut faire des hypothèses simplificatrices. Si on suppose que $b_1 = b_2 = b$, alors il reste deux paramètres à calculer : *w* et *b*, on en déduit les valeurs de *w* et de $V_K$ :

$$w = \frac{X_K}{K} \text{ et } V_K = \sum_{i=1}^{N} \frac{\left(X_{i,K} - \overline{X_K}\right)^2}{N-1}.$$

La valeur théorique est : $V_K = K \cdot (1 - b) + w^2 \cdot K \cdot (1 - b)$ et la valeur de $b$ :

$$1 - b = \frac{V_K}{w \cdot K\,(1+w)}\ .$$

En sommant sur tous les rangs où il existe une variance, on trouve la valeur moyenne de $b$.

L'expression $V_K = \sum_{i=1}^{N} \frac{\left(X_{i,K} - \overline{X_K}\right)^2}{N-1}$ peut ne pas être calculable s'il y a moins de deux branches disponibles au rang $K$ parmi la population de tiges.

Si la présence au rang $K$ de deux branches est rare, alors on calcule différemment $Vk$ par son autre estimation :

$$V_K = K \cdot (X_{i,K} - w \cdot K)^2$$

On a ainsi les valeurs de $b$ et $w$ pour le rang $K$ sous la contrainte $b_1 = b_2$.

## Calcul de la viabilité des méristèmes des branches

En descendant du sommet vers la base, on observe une proportion de branches mortes qui augmente graduellement selon le rang. Soit $F_1(K)$ la proportion de branches mortes selon le rang. Il faut revenir à l'âge chronologique et estimer l'âge moyen $t$ du rang $K$. La proportion de branches mortes est caractérisée par $F_2(t)$ avec $t = \frac{K}{b_1}$.

Le paragraphe précédent fournit la façon de calculer $b_1$. On peut donc donner la proportion de branches mortes en fonction de l'âge du méristème axillaire et non plus du rang : $F_2\,(t) = F_1(K)$ (où l'on prend pour $t$, la valeur arrondie du rapport $K/b_1$).

Le chapitre 2 donne les correspondances entre les proportions de branches mortes et les viabilités des méristèmes qui les génèrent, que l'on rappelle ici :

$$c_1 = 1 - F_2(0)$$

$$c_t = \frac{1-F_2(t-1)}{1-F_2(t-2)}$$

Dans le cas simple, la viabilité $c$ est constante, l'expression de $F_2(t)$ s'écrit :

$$F_2(t) = 1 - c^t$$

Dans le cas général, l'évolution de la mortalité le long de la tige suit une forme sigmoïde que l'on peut approcher par une loi bêta qui s'étend sur $T$ cycles (au-delà de $T$, toutes les branches sont mortes).

$$F_2(t) = \frac{\sum_{i=1}^{t} \left(\frac{i}{T}\right)^{BFa} \left(1-\frac{i}{T}\right)^{BFb}}{\sum_{i=1}^{T} \left(\frac{i}{T}\right)^{BFa} \left(1-\frac{i}{T}\right)^{BFb}} \quad (2)$$

Les paramètres $BFa$ et $BFb$ de la fonction sigmoïde doivent être estimés en ajustant les données.

**Calcul de l'intensité de la ramification**

Le calcul de l'intensité de la ramification au rang $K$ de la tige correspond au calcul de la proportion de phytomères ramifiés, comme exposé au chapitre 2. Toutefois, il faut tenir compte d'éventuels délais à la ramification (exemple des cimes décalées) pour ne pas la sous-estimer. Souvent, on observe un effet de base : la ramification s'installe de bas en haut progressivement jusqu'à se stabiliser (cas du caféier).

**Calcul du retard à la ramification**

Le retard à la ramification dépend d'une probabilité $a_i$ affectée au cycle $i$ et qui correspond au taux de levée de dormance. À chaque CD, on teste la réalisation d'une variable aléatoire pour savoir si le méristème va commencer à fonctionner. Une fois que le méristème est activé, il fonctionne normalement selon un processus de Bernoulli.

Si la longueur potentielle du rameau est $k$, la probabilité $H(d)$ d'avoir une longueur $k - d$ dépend d'un délai de $d$ CD dont la probabilité vaut (chapitre 2).

$$H(d) = \prod_{i=1}^{d}(1 - a_i) \cdot a_{d+1} \quad (3)$$

Les paramètres $a_i$ se déduisent de l'évolution du taux de ramification observé selon le rang du sommet vers la base de la tige d'après la formule du chapitre 2 :

$$1 - a_i = \frac{1 - \sum_{j=0}^{i-1} H(j)}{1 - \sum_{j=0}^{i-2} H(j)}$$

La moyenne et la variance des longueurs de branches dues à la loi de retard à la ramification à $K$ phytomères du sommet de la tige sont données par le système :

$$ma_K = \sum_{d=0}^{K} H(d) \cdot (K - d)$$

et

$$va_K = \sum_{d=0}^{K} H(d)(K - d)^2 - {ma_k}^2$$

Mais les axes poussent selon un processus de Bernoulli de paramètre $b$ avec un rapport de rythme $w$. L'application des règles des lois composées donnent les moyennes et variances des branches en phytomères $mY_K$ and $vY_K$ au rang $k$ sous le sommet.

$$mY_K = ma_K \cdot b \cdot w$$

et

$$vY_K = ma_K \cdot w \cdot b \cdot (1 - b) + (w \cdot b)^2 \cdot va_K$$

De plus, au rang $K$ sous le sommet, l'âge de la branche varie selon une loi binomiale négative de paramètres $BN(K, b)$. On doit supposer pour les besoins du calcul que les paramètres de Bernoulli de la tige et des branches sont les mêmes. En effet, la loi de retard à la ramification brise la corrélation des couples de branches d'une même tige : les variances internes sont alors du même niveau que celui des variances externes.

La probabilité d'avoir un âge de $K + i$ CD pour une branche au rang $K$ est :

$$Pn(K, i) = C_{K+i}^{i} b^K (1 - b)^i$$

Le nombre moyen de phytomères vaut :

$$MY_K = \sum Pn(K,i) \cdot mY_{K+i}$$

Quant à la variance, elle est donnée par le théorème de Koenig :

$$VY_K = \sum Pn(K,i) \cdot \left(vY_{K+i} + (mY_{K+i} - MY_K)^2\right)$$

En résolvant ces systèmes par rapport aux moyennes et variances du nombre de phytomères mesurés par branche, on peut calculer les paramètres cachés *b* et *w* qui caractérisent le fonctionnement de la cime.

## Simulation du développement des structures végétales et méthode inverse : étude de cas

Les sorties du modèle GreenLab peuvent être simulées ou calculées. La simulation produit des plantes stochastiques dont les moyennes tendent vers les valeurs théoriques produites par le calcul en utilisant les équations du modèle. Les deux approches sont complémentaires. La première fournit des cibles pour les méthodes inverses. La deuxième cherche à retrouver les valeurs des paramètres cachés dans les structures simulées. Il est utile de passer par cette phase avant de se confronter à des données provenant de plantes réelles, afin de faire des études de comportement et de sensibilité.

### Étude d'un cas simulé avec mortalité des méristèmes axillaires

Le logiciel Gloups simule d'abord des cimes à partir du fonctionnement des méristèmes. Ensuite, ces cimes sont analysées de façon à retrouver les paramètres qui les ont générées, ce qu'on appelle « la méthode inverse ». La plante simulée possède les caractéristiques suivantes :

– nombre de cimes simulées 24 ; âge chronologique des cimes 25 ;
– fonctionnement du méristème de la tige : $b_1$ = 0,9 (Bernoulli) ;
– fonctionnement des méristèmes des branches : rythme $w$ = 0,7, $b_2$ = 0,8 (Bernoulli) ;
– viabilité des méristèmes des branches provenant de la loi bêta : $T$ = 25, $BFa$ = 2, $BFb$ = 3 ;
– intensité de ramification $a$ = 0,6 ;
– phase transitoire jusqu'au rang 5, paramètre $aA$ = 2.

Ces trois derniers paramètres sont utilisés pour décrire l'évolution de la ramification. Celle-ci évolue pour se stabiliser, en moyenne au 5^e^ phytomère selon la formule empirique :

$$a_i = a_0 \cdot \left(\frac{i}{5}\right)^{aA} \text{avec } a_0 = 0{,}6 \text{ et } aA = 2 \text{ si } i <= 5 \quad a_i = a_0 \ si \quad i > 5$$

La figure 11.4 montre 4 simulations stochastiques de la structure parmi les 24 réalisées.

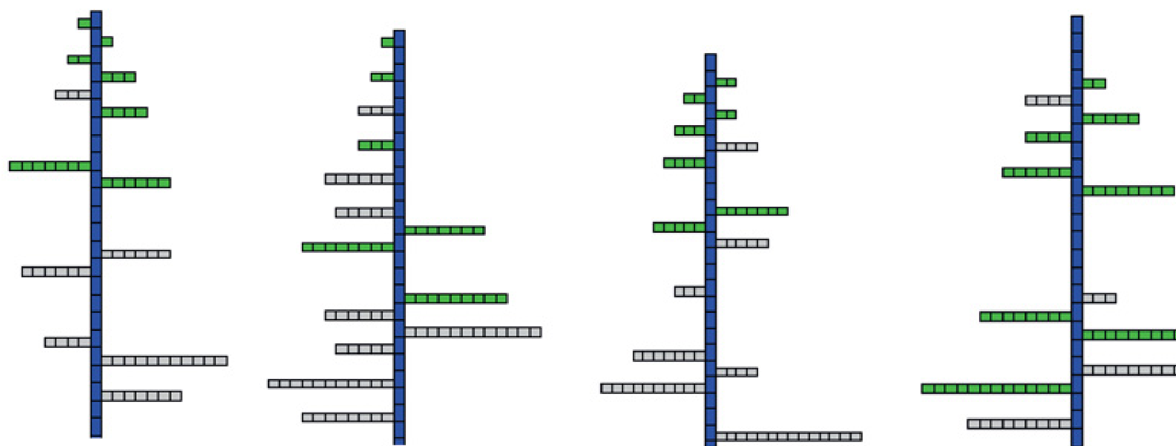


**Figure 11.4.** Quatre simulations aléatoires avec le logiciel Gloups du développement d'une structure dont les méristèmes ont un fonctionnement stochastique.

Les branches vivantes sont vertes et les branches mortes grises.

On peut rassembler les données statistiques des branches sur les cimes simulées de façon à mettre en œuvre l'analyse des cimes du paragraphe précédent.

La figure 11.5 donne le nombre de phytomères des branches situées à un rang donné sous le sommet. La dispersion est due aux processus de Bernoulli de la tige et des branches

La figure 11.6 montre l'intensité de la ramification sur les phytomères de la tige à partir de la base.

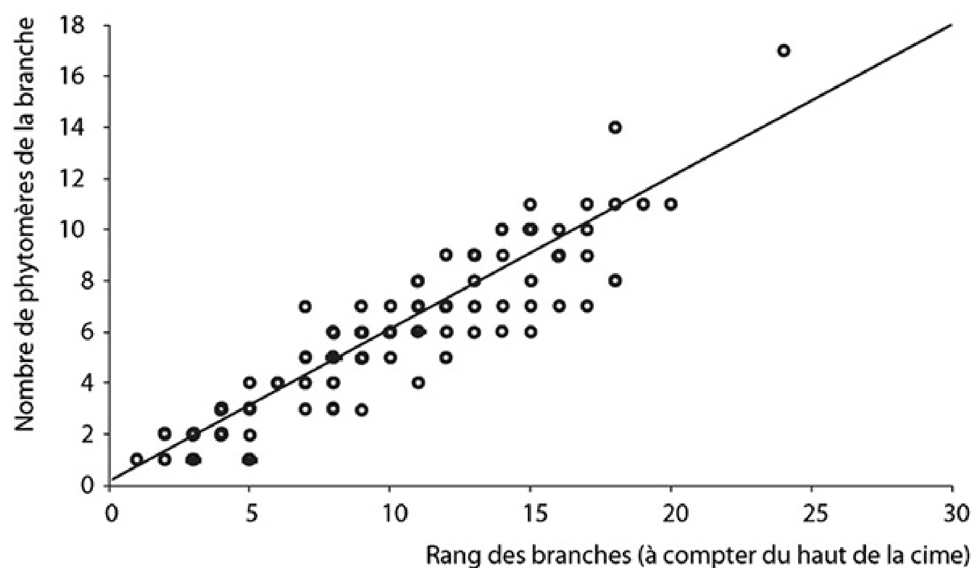



**Figure 11.5.** Nombre de phytomères des branches vivantes selon leur rang d'insertion sous le sommet de la tige.

Les points s'alignent autour de la droite théorique de pente $r = w \cdot b_1/b_2$.

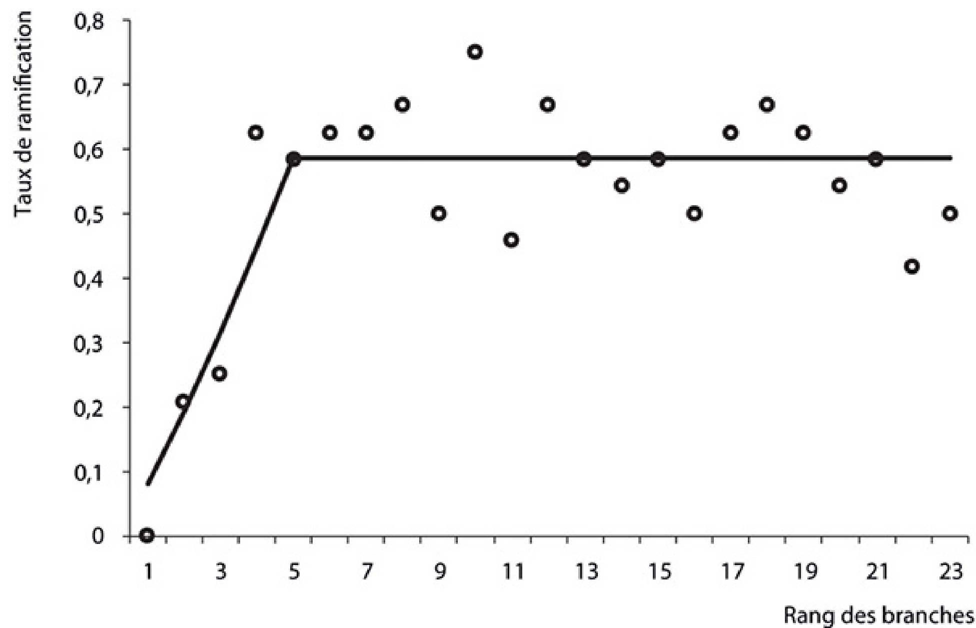



**Figure 11.6.** Intensité de la ramification sur les phytomères de la tige.

Les points représentent les moyennes sur 24 cimes en fonction du rang à partir de la base et la ligne les valeurs théoriques. L'effet de base disparaît au 5$^{e}$ phytomère

La figure 11.7 montre l'évolution de la mortalité des branches à partir du sommet qui suit une forme sigmoïde provenant de la loi bêta sur l'intervalle $T = 25$.

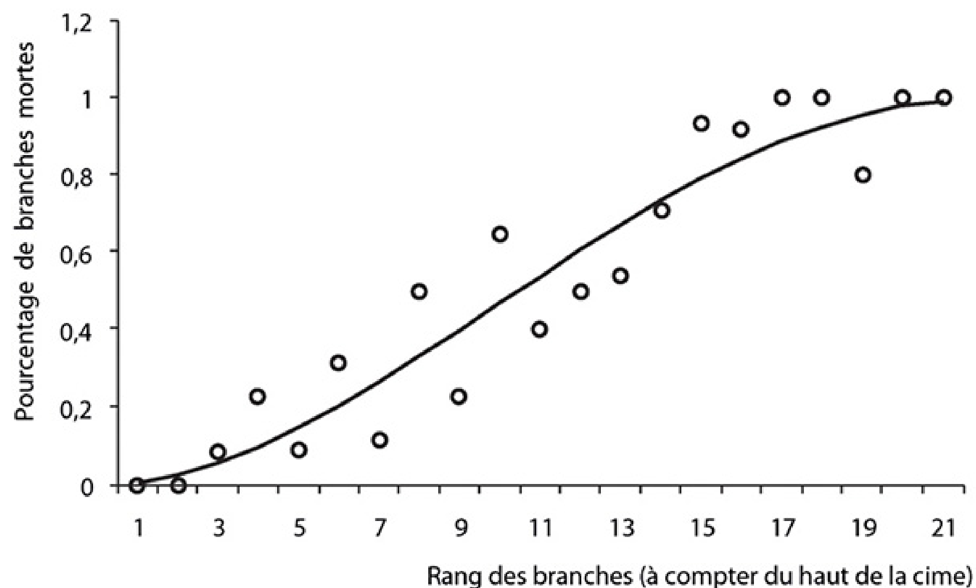



**Figure 11.7.** Évolution de la mortalité des branches du sommet vers la base. Les points représentent les moyennes sur 24 cimes en fonction du rang à partir du sommet et la courbe les valeurs théoriques.

## Suite de l'étude de cas, calcul des paramètres à partir de l'ajustement des données sur les 24 cimes simulées

Les paramètres $w$, $b_1$, $b_2$ sont calculés à partir des équations (1), les paramètres *BFa* et *BFb* sont calculés par la méthode des moindres carrés de même que $a_0$ et *aA*. Les valeurs entre parenthèses sont les valeurs théoriques qui ont servi pour simuler les cimes.

**Tableau 11.1.** Valeurs théoriques et estimations des paramètres qui contrôlent le fonctionnement des méristèmes de la cime de la figure 11.4 (analyse de 24 cimes).

| Paramètres | Valeurs | Estimations |
|---|---|---|
| *W* | 0,7 | 0,66 |
| $b_1$ | 0,9 | 0,84 |
| $b_2$ | 0,8 | 0,81 |
| *ao* | 0,6 | 0,59 |
| *aA* | 2 | 1,23 |
| *BFa* | 2 | 2,05 |
| *BFb* | 3 | 2,39 |

Les estimations des paramètres sur ce faible échantillon sont proches des valeurs théoriques. Plus la taille de l'échantillon augmente, meilleure est l'estimation. Une étude statistique plus poussée, hors du champ de ce chapitre permettrait d'estimer la précision sur les paramètres en fonction du nombre de cimes.

## Cimes composées

Les arbres ont une structure à double échelle. L'unité de croissance dans la cime composée tient le rôle du phytomère dans la cime simple. On peut définir un processus de Bernoulli pour la mise en place séquentielle des UC, un rythme relatif des émissions d'UC des branches par rapport au tronc, et une viabilité des bourgeons qui conditionnent la mortalité des UC.

Il faut distinguer deux cas :

– les arbres synchrones (érable) qui mettent en place à la même période (le printemps) leurs nouvelles UC. Pour les arbres monocycliques, on a $w = 1$, $b_1 = 1$, $b_2 = 1$. La structure topologique de la plante correspond à sa structure chronologique. Le processus de Bernoulli peut apparaître dans le cas du polyclisme après que la première UC se soit formée. La viabilité du bourgeon contrôle l'arrêt du développement des axes ;

– le cas des arbres asynchrones (hévéa) dont les bourgeons mettent en place des UC selon des processus de Bernoulli et un rapport de rythme. Les calculs des cimes sont les mêmes que pour les cimes simples, l'UC remplaçant l'entrenœud.

## Notion de cime moyenne

Il est possible de calculer une cime moyenne dont les caractéristiques correspondent à la production moyenne des cimes stochastiques simulées. On les obtient :

– en remplaçant les probabilités par les rapports de rythmes ;

– en changeant l'intensité de ramification en une série périodique de phytomères ramifiés non ramifiés dont la somme divisée par le nombre de phytomères tend vers l'intensité de ramification ;

– en alternant les séries de branches mortes et vivantes de façon à restituer approximativement, sur une longueur de tige donnée, la proportion de branches mortes (figure 11.8).




**Figure 11.8.** Deux simulations aléatoires **a** et **b** d'une cime à 40 CD de développement et cime moyenne **c** associée (mêmes paramètres que pour la figure 11.4).

Cette notion de cime moyenne a été utilisée pour calculer les paramètres sources-puits du cotonnier (chapitre 12).

## Construction des cibles pour le développement

Dans la pratique, il faut définir un format standard qui permet d'analyser les données relevées sur les cimes. Parmi les 24 cimes simulées (figure 11.9), on affiche le codage de deux cimes ; on note, en fonction du rang *K* sous le sommet, l'absence de branche notée 0, la présence de branche vivante (nombre de phytomères notés en positif), la présence de branche morte (nombre de phytomères notés en négatif). Une notation spéciale en bas de la tige, – 111, est employée si la tige est terminée et n'atteint pas le nombre maximum de phytomères dans la distribution observée des tiges. Une branche vivante non mesurée est notée 999 afin de ne pas être prise en compte dans l'analyse. Pour les branches mortes, il n'est pas nécessaire de compter le nombre de phytomères, on peut mettre par convention un chiffre négatif comme – 1.

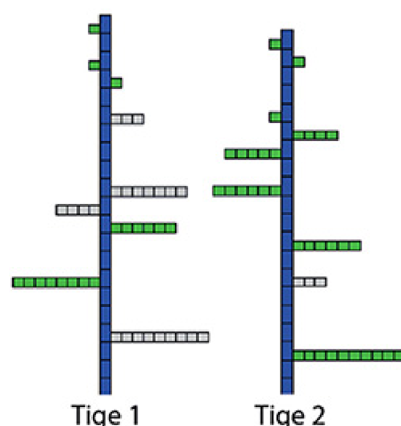



**Figure 11.9.** Cible pour l'analyse des cimes.

Le tableau contient la description des cimes (ici au nombre de 2) et il est analysé par le logiciel Gloups.

| **Rang** | **0** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **10** | **11** | **12** | **13** | **14** | **15** | **16** | **17** | **18** | **19** | **20** | **21** | **22** | **23** | **24** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Tige 1 | 21 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | –3 | 0 | 0 | 0 | –7 | –4 | 6 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 | –9 | 0 | 0 | 0 | –111 | –111 | –111 |
| Tige 2 | 20 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 4 | 5 | 0 | 6 | 0 | 0 | 6 | 0 | –3 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | –111 | –111 | –111 | –111 |

### Simplification des données et remarques sur l'analyse des cimes

Il semble inutile de mesurer l'état des ramifications à chaque rang de la tige. Des mesures tous les 5 ou 10 rangs par exemple, peuvent se révéler suffisantes. Il vaut mieux augmenter le nombre de tiges et diminuer le nombre de branches sélectionnées dessus, afin d'équilibrer le nombre de tiges par rapport aux branches.

La méthode d'analyse des cimes est particulièrement efficace pour calculer les paramètres de l'activité des méristèmes. Elle s'applique aussi bien sur les petites plantes que sur les arbres. À partir des données statiques mesurées sur l'architecture à un instant donné, on peut remonter au processus cinétique de la mise en place des axes par les méristèmes grâce aux équations fournies par la méthode inverse. Dans le cas de cimes complexes où la tige porte différents types d'axes (l'acrotonie), il y a autant de cimes que de types. La méthode est récursive. Les axes d'ordre 2 sur les axes d'ordre 1 forment les cimes principales, les axes d'ordre 3 sur les axes d'ordres 2 forment des cimettes, etc.

Les paramètres de l'activité des méristèmes sont indispensables pour calculer la demande de la plante au cours de son développement. L'application de la méthode sur les plantes agronomiques fait l'objet du chapitre 12. On trouvera des références sur la méthode des cimes et ses applications dans (De Reffye, 1979 ; De Reffye *et al*., 1988 ; Diao *et al*., 2012).

## ⏩ Analyse des séries organiques

Le but de l'analyse des séries organiques est de trouver par méthode inverse le fonctionnement sources-puits des organes de la plante à partir des mesures relevées sur l'architecture concernant leurs poids et leurs dimensions. On retrouve la dynamique de la croissance, c'est-à-dire la production de biomasse et sa répartition par cycle en utilisant l'architecture de la plante

qui est statique le temps de son observation. En première analyse, la complexité d'une structure végétale avec sa variabilité stochastique paraît considérable. Des solutions apparaissent grâce aux notions de pool commun, d'âge physiologique et de séries organiques qui sont indépendantes du modèle architectural et du volume de la plante (chapitre 5).

## Rappel de la notion de série organique

Dans Buis (1983), la série organique est définit « comme un ensemble d'organes de même nature morphologique portés par un axe édifié par un même méristème primaire et sur lequel on considère un même caractère morphologique (poids, longueur,…). Les séries organiques sont une composante essentielle de la silhouette des tiges ».

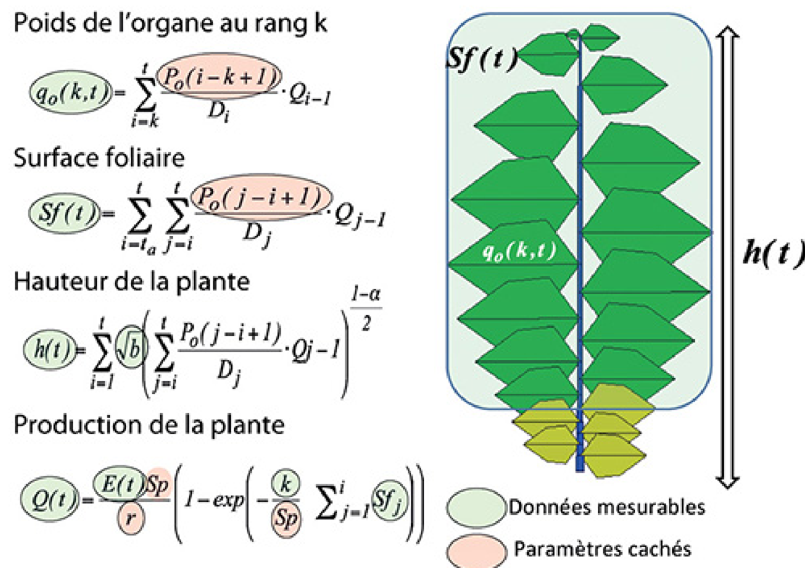



**Figure 11.10.** Données mesurables (en vert) dans les séries organiques et leurs expressions mathématiques selon le modèle GreenLab.

Elles vont du simple poids d'un organe $q_o$ à la surface foliaire *Sf*, la hauteur *h*, ou la biomasse fabriquée *Q*. Les paramètres en rose, qui sont cachés, doivent être estimés par méthode inverse.

Les chapitres 5, 6, 7, 8 ont permis de se familiariser avec les séries organiques prélevées dans l'architecture des plantes simulées qui contiennent toute l'information nécessaire pour estimer les paramètres sources-puits du modèle. Dans le cas déterministe (chapitre 5), il n'y a pas de différence entre les séries organiques de la plante simulée et calculée. Dans le cas stochastique (chapitre 6), il n'en va pas de même. Mais les moyennes des séries organiques simulées tendent généralement avec une bonne approximation vers les séries organiques calculées après les transformations effectuées dans la structure potentielle.

Dans GreenLab, toute mesure peut être liée à une expression mathématique issue des équations du modèle (figure 11.10). Il en est ainsi pour les mesures simples comme le poids d'un organe ou ses dimensions, ou pour les mesures composées comme le poids des compartiments d'organes, la hauteur de la plante, la surface foliaire, le poids des organes dans les UC, etc. Chaque mesure dans une série organique correspond à une moyenne opérée dans la cohorte correspondante dont on connaît le nombre d'éléments. L'ajustement du modèle

dynamique de croissance à une plante donnée consiste donc à estimer les valeurs du lot de paramètres qui ajuste au mieux ensemble les séries organiques calculées et simulées. On peut opérer sur un seul stade de développement, ce qui ne garantit pas la stabilité des paramètres pendant la croissance (ajustement mono-stade), ou sur plusieurs stades, ce qui permet de le vérifier et d'augmenter la précision (ajustement multi-stades). Dans le calcul des paramètres de la croissance, l'assimilation des données est la fourniture au modèle des séries organiques mesurées sur l'architecture à différents stades de développement.

Les séries organiques calculées se construisent à partir de l'opérateur de croissance explicité (chapitres 5 et 6).

Le poids $q_o^p(k,t)$ d'un organe situé au rang *k* d'une série organique, dépend de la variation de son puits et de l'évolution du rapport *Q/D* pendant sa croissance. Les dimensions du système s'accroissent à chaque cycle de développement d'une unité.

On rappelle ci-dessous le lien entre les séries organiques et l'opérateur de croissance.

$$\begin{bmatrix} q_o^{\varphi}(1,t) \\ q_o^{\varphi}(2,t) \\ \vdots \\ q_o^{\varphi}(t,t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_o^{\varphi}(1) & P_o^{\varphi}(2) & \cdots & P_o^{\varphi}(t) \\ 0 & P_o^{\varphi}(1) & \cdots & P_o^{\varphi}(t-1) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_o^{\varphi}(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{Q(0)}{D(1)} \\ \frac{Q(1)}{D(2)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1)}{D(t)} \end{bmatrix} \quad (3)$$

Le vecteur $[q_o^{\varphi}(1,t),\dots q_o^{\varphi}(k,t),\dots q_o^{\varphi}(t,t)]$ constitue la série organique de l'organe de type *o*, à l'âge physiologique $\varphi$ et à l'âge chronologique *t et* les éléments $P_o^{\varphi}(j)$ correspondent aux puits de l'organe *o*, à l'âge physiologique $\varphi$ à estimer.

Les séries organiques sont perpendiculaires à la notion de cohorte. Le rang du phytomère est en correspondance avec l'âge de la cohorte, la mesure correspond à la valeur moyenne dans la cohorte. On connaît par ailleurs le nombre d'éléments de la cohorte par l'automate botanique. Le nombre d'organes par cohortes varie pendant le développement. La notion de série organique dans GreenLab, n'est pas nécessairement liée à la notion d'axe ou de modèle architectural. Elle est liée à la croissance d'un type d'organe dans les cohortes successives selon l'âge chronologique, dans un contexte défini d'évolution d'offre/demande.

## Mesures diverses sur les plantes, compartiments d'organes, séries organiques simples et composées

Un modèle sources-puits nécessite que les mesures soient faites au niveau des organes et concernent leurs poids individuels et leurs dimensions. Les données de biomasse peuvent être du poids frais ou du poids sec. Il faut donc peser les organes ou les compartiments d'organes.

Les modèles de culture comme Stics (Brisson *et al.*, 1998), Tomsim (Heuvelink *et al.*, 1999), Pilote (Maihol *et al.*, 1996) utilisent la notion de compartiment d'organes (surface des feuilles, poids des entrenœuds, des fruits) à un âge chronologique donné de la plante. Si elle est généralement suffisante pour prédire la production d'une parcelle, elle reste cependant sommaire ; l'action des stress est difficile à implémenter car l'information de la production liée

au temps dans l'architecture est perdue ; toutes les cohortes d'organes sont mélangées dans un même compartiment et l'indice de récolte (fraction de biomasse utile) est un indicateur qui intègre trop d'informations sur le développement et la croissance pour se révéler toujours stable.

Les séries organiques peuvent être simples ou composées : simples si elles sont des séries d'organes, composées si elles sont des compartiments d'organes de même nature (une UC ou une ramification). Pour les séries composées, le long d'un axe dans le cas des plantes rythmiques, on considère alors le poids total des entrenœuds et des feuilles portés par les UC selon leurs rangs sans accéder au niveau du phytomère. Dans le cas des herbacées, on considère le poids des compartiments d'organes portés par les ramifications disposées en rang sur une tige. Comme le développement est connu, le nombre d'organes par entité d'une série composée est aussi connu. Les séries organiques composées simplifient beaucoup les mesures à effectuer sur les arbres ou les herbacées.

Une série organique contient implicitement l'âge chronologique de la plante et l'évolution de l'offre sur la demande exprimée dans le volume des organes successifs. La série peut se matérialiser sur un axe végétatif (branches ou UC) ou plus rarement sur une séquence chronologique (axe sympodial) comme expliqué dans le chapitre 5. Les mesures sur les organes sont ordonnées selon leur rang à partir du sommet ou de la base de l'axe. Sur les plantes à croissance continue, les séries sont homogènes si les rangs sont ordonnés à partir du sommet des axes vivants (chapitres 5 et 6). Sur les plantes à croissance rythmique, elles sont homogènes si elles sont ordonnées à partir de la base des UC qui ont un développement synchrone à la reprise de végétation, et qui ont des arrêts différés (chapitre 6). L'analyse architecturale permet de prélever un échantillonnage pertinent des catégories d'axes nécessaires et de leurs séries pour l'analyse des données par le modèle. Les séries organiques peuvent être incomplètes, il suffit qu'elles contiennent toute l'information suffisante. L'ensemble des séries organiques constitue une cible à laquelle il faut faire correspondre une sortie homologue du modèle.

Pour de nombreuses espèces (sauf pour les herbacées acropétales), le mode matrice de GreenLab permet d'obtenir directement les séries organiques, sans passer par la coûteuse construction de la structure topologique (qui utilise le mode liste). Les inconvénients de l'usage de la structure topologique sont donc contournés ce qui permet d'envisager la calibration de grands arbres avec le modèle (chapitres 8 et 12).

## Méthode des moindres carrés

Une fois réalisée l'analyse des données, celles-ci sont organisées selon une cible dont chaque élément correspond à une sortie respective du modèle. La somme des carrés des différences entre les données mesurées et calculées constitue l'erreur qu'il s'agit de minimiser en optimisant les paramètres du système. Comme méthode de minimisation numérique, la première estimation du modèle GreenLab a utilisé la méthode du recuit simulé (De Reffye, 1999). La méthode de Gauss-Newton pour les moindres carrés non-linéaires (Arbenz et Wohlauser, 1986) l'a remplacée rapidement du fait de sa grande efficacité pour estimer les paramètres du modèle à partir des séries organiques. Le principe de son implémentation dans le modèle GreenLab a été exposé dans (Zhan *et al.*, 2003) et (Guo *et al.*, 2006). Les moindres

carrés peuvent être généralisés par l'introduction d'une matrice de pondération correspondant à l'inverse de la matrice de covariance des erreurs d'observation (Cournède *et al*., 2011).

La méthode des moindres carrés ordinaires s'applique dans le cas d'un modèle mathématique dérivable, nous la présentons brièvement ici.

On rappelle que les coefficients qui interviennent dans un modèle linéaire sont calculables par la méthode bien connue dite « méthode des moindres carrés ».

Le cas le plus simple est d'estimer les coefficients $a$ et $b$ de la droite $y = ax + b$ qui donne la tendance linéaire d'un nuage de points d'observations.

Le plus souvent, le modèle mathématique n'est pas linéaire. Mais dans les cas favorables comme pour le modèle GreenLab, au voisinage de la solution qui donne les valeurs des paramètres, le modèle peut être linéarisé en utilisant les dérivées du modèle mathématique.

Supposons que nous disposions de $n$ observations $y_i$ qui correspondent à $n$ sorties du modèle et donc à un maximum possible de $n$ fonctions $f_i$ dont les paramètres dépendent de l'ensemble des $m$ paramètres $p_k$ à estimer. Supposons de plus des erreurs additives, on obtient le système suivant :

$$y_1 = f_1(p_1,...p_k,...p_m) + e_1$$

....

$$y_i = f_i(p_1,...p_k,...p_m) + e_i \quad (4)$$

...

$$y_n = f_n(p_1,...p_k,...p_m) + e_n$$

Les fonctions $y_i = f_i(p_1, p_k,\dots p_m) + e_i$ dans le modèle GreenLab représentent le plus souvent le poids d'un organe associé à une série organique simple ou le poids d'un compartiment appartenant à une série organique composée. Les écarts au modèle sont désignés par $e_i$. Tous les $y_i$ sont des expressions différentes du modèle (figure 11.10) qui sont ajustés ensemble. Le regroupement des $y_i$ en série organique simple ou composée diminue le nombre de fonction $f$ par rapport au nombre d'observations $n$. À chaque $y_i$ correspond une fonction $f_i$ affectée à une série organique.

La méthode des moindres carrés cherche les valeurs $(p_1, p_2,\dots p_m)$ qui minimisent l'expression : $err = \sum_{i=1}^{n} (y_i - f_i(p_1, p_2,...p_m))^2$.

On se donne empiriquement une solution approchée de départ : $(p_{10}, p_{20},\dots p_{m0})$ et on cherche une première meilleure estimation des paramètres $(p_1, p_2,\dots p_m)$ notée : $(p_{11}, p_{21},\dots p_{m1})$. Le système est linéarisé au voisinage de la solution par l'approximation :

$$f_i(p_{11}, p_{21},...p_{m1}) = f_i(p_{10}, p_{20},...p_{m0}) + \sum_{k=1}^{m} \frac{\delta f_i}{\delta p_k}(p_{10}, p_{20},...p_{m0}) \Delta p_k + ei$$

avec $p_{k1} = p_{k0} + \Delta p_k \ \ (k = 1,2,...,m)$.

On pose :

$$[M] = \begin{bmatrix} \frac{\delta f_1}{\delta p_1} & \frac{\delta f_1}{\delta p_j} & \frac{\delta f_1}{\delta p_m} \\ \frac{\delta fi}{\delta p_1} & \frac{\delta fi}{\delta pj} & \frac{\delta f_i}{\delta p_m} \\ \frac{\delta f_n}{\delta p_1} & \frac{\delta f_n}{\delta p_j} & \frac{\delta f_n}{\delta p_m} \end{bmatrix} , \quad [P_0] = \begin{bmatrix} p_{10} \\ p_{k0} \\ p_{m0} \end{bmatrix} , \; [P_1] = \begin{bmatrix} p_{11} \\ p_{k1} \\ p_{m1} \end{bmatrix} , \quad [\Delta P] = [P_1] - [P_0]$$

Dans le cas général d'un modèle complexe, on ne peut pas obtenir facilement les formules des équations des dérivées, mais on peut approcher leurs valeurs numériques suffisamment par l'approximation numérique suivante (avec une valeur $dp_k$ suffisamment petite par rapport aux paramètres $p_k$) :

$$\frac{\delta f_i}{\delta p_k} = \frac{f_i(p_1,...p_k+dp_k,..,p_m)-f_i(p_1,...p_k,...p_m)}{dp_k}$$

On considère maintenant le système linéaire à résoudre : $[\Delta Y] = [M] \cdot \Delta P + [E]$ avec

$$[\Delta Y] = \begin{bmatrix} y_1 - f_i(p_{10}, p_{20},...p_{m0}) \\ y_i - f_i(p_{10}, p_{20},...p_{m0}) \\ y_n - f_n(p_{10}, p_{20},...p_{m0}) \end{bmatrix} \quad et \;\; [E] = \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \\ e_m \end{bmatrix}$$

La solution classique de ce système est donnée par :

$\Delta P = (M^T \cdot M)^{-1} \cdot M^T[\Delta Y]$

On obtient alors une première itération qui donne une meilleure estimation de la solution du système : $P_1 = P_0 + \Delta P$. On réitère le procédé jusqu'à ce que les composantes de $\Delta P$ soient suffisamment petites. Le plus souvent moins de 10 itérations sont suffisantes.

Il y a deux problèmes liés à cette méthode :

– les valeurs initiales des paramètres : pour converger vers la solution, il faut d'abord initialiser empiriquement les paramètres. Si on est trop loin de la solution le système ne converge pas ;

– les minima locaux : il peut y avoir en général plusieurs solutions correspondant à autant de convergences du système. Cela peut en particulier être le cas si on cherche à estimer trop de paramètres à la fois.

On peut ensuite poser le problème de la précision sur les paramètres à estimer et de la sensibilité du modèle par rapport à ces paramètres. Ceci est une question qui ne concerne plus le domaine de la modélisation, mais celui des statistiques. Dans le cas où les paramètres ne sont pas corrélés entre eux, les MCO fournissent à la fois les valeurs des paramètres et les écarts types associés. Un raffinement supplémentaire consiste à donner des poids aux mesures pour faciliter la calibration du modèle, on parle alors des moindres carrés pondérés (MCP). C'est cette version (MCP) que l'on emploie majoritairement dans l'estimation des paramètres GreenLab (Cournède *et al.*, 2011).

Les moindres carrés ne peuvent bien fonctionner que si les fonctions $f_i$ sont continues et dérivables. Si ce n'est pas le cas, il faut avoir recours à d'autres méthodes heuristiques comme le recuit simulé, ou la *particle swarm optimisation* (PSO) (Qi *et al.*, 2010). Ces méthodes très polyvalentes ont un inconvénient majeur, elles sont très coûteuses en temps de calcul, ce qui supprime une bonne part d'interactivité entre le modélisateur et ses données. Elles ont été

néanmoins appliquées avec succès dans le modèle GreenLab quand les MCP ne peuvent s'appliquer.

L'équipe Digiplante de l'École centrale de Paris (Centrale Supelec) s'est spécialisée dans le développement de nouvelles méthodes statistiques d'estimation paramétrique pour les modèles végétaux, afin d'améliorer l'évaluation statistique sur les paramètres calculés (Cournède *et al.*, 2011, Wu *et al.*, 2012, Trevezas *et al.*, 2014, Baey *et al.* 2014).

## Adaptation des moindres carrés à la croissance et à l'architecture végétale

On présente ici la méthodologie qui sera appliquée dans ce chapitre et le suivant sur les plantes cultivées afin d'estimer les paramètres de leur fonctionnement. La méthode inverse doit d'abord être validée sur des plantes computationnelles, avant d'être confrontée aux plantes réelles. Dans le cas déterministe, les MCP retrouvent les valeurs exactes des paramètres. Tout l'intérêt est de montrer ici que le cas stochastique, qui est la règle sur les vraies plantes, est également correctement résolu.

Tout d'abord, il faut créer par simulation une collection de plantes pour un ou plusieurs stades de développement. Pour un stade donné, chaque plante représente une réalisation aléatoire possible issue de la distribution statistique engendrée par le modèle. Ces simulations sont générées en mode liste pour créer des structures topologiques sur lesquelles on prélève les organes par cohortes que l'on trie en séries organiques ; ces dernières constituent la cible à ajuster.

Les séries organiques calculées doivent donc être ajustées au mieux par la méthode inverse à leurs homologues simulées qui constituent la cible. Les $y_i$ des équations (4) sont les poids des organes mesurés, triés selon leurs types, les rangs et l'âge physiologique et les paramètres $p_j$ sont ceux des fonctions sources ou puits des organes. Chaque organe représente la moyenne d'une cohorte qui correspond à un rang dans la série organique. Les MCP ajustent simultanément tous les organes ensembles. Le profil d'une série ne correspond pas à une fonction paramétrique donnée (parabole, exponentielle, etc.), il est le résultat d'un calcul numérique opéré par les équations du modèle sur chaque élément.

Il est nécessaire d'adapter l'échantillonnage au type d'architecture analysée pour mettre correctement en œuvre la méthode. Il est évident que plus il y a de stades de développement retenus, et plus il y a de plantes dans la collection, meilleure sera l'estimation des paramètres.

### Calcul des relations sources-puits dans un modèle stochastique à développement sympodial : exemple d'un ajustement mono-stade

On prend comme exemple une plante computationnelle sympodiale. La stochasticité du modèle réside dans le taux de ramification. Il y a deux rameaux possibles par phytomères, ils apparaissent avec une probabilité *a*. Sinon, un seul rameau apparaît.

Si on parcourt les phytomères à partir de la base jusqu'à l'extrémité de l'arbre, quel que soit le chemin on décrit une même série organique pour les feuilles ou les entrenœuds. D'un arbre à l'autre, les moyennes des poids des organes effectuées sur les rangs qui correspondent aux

cohortes tendent vers la valeur du poids de l'organe de même rang dans la structure potentielle. Dans l'exemple ci-dessous, il n'y a qu'un âge physiologique et deux types de séries organiques (feuilles et entrenœuds). Les organes mesurés correspondent aux $y_i$.

On simule ici 40 plantes stochastiques âgées de 8 CD avec un taux de ramification de : $a = 0,8$. Trois simulations sont affichées (figure 10.11).

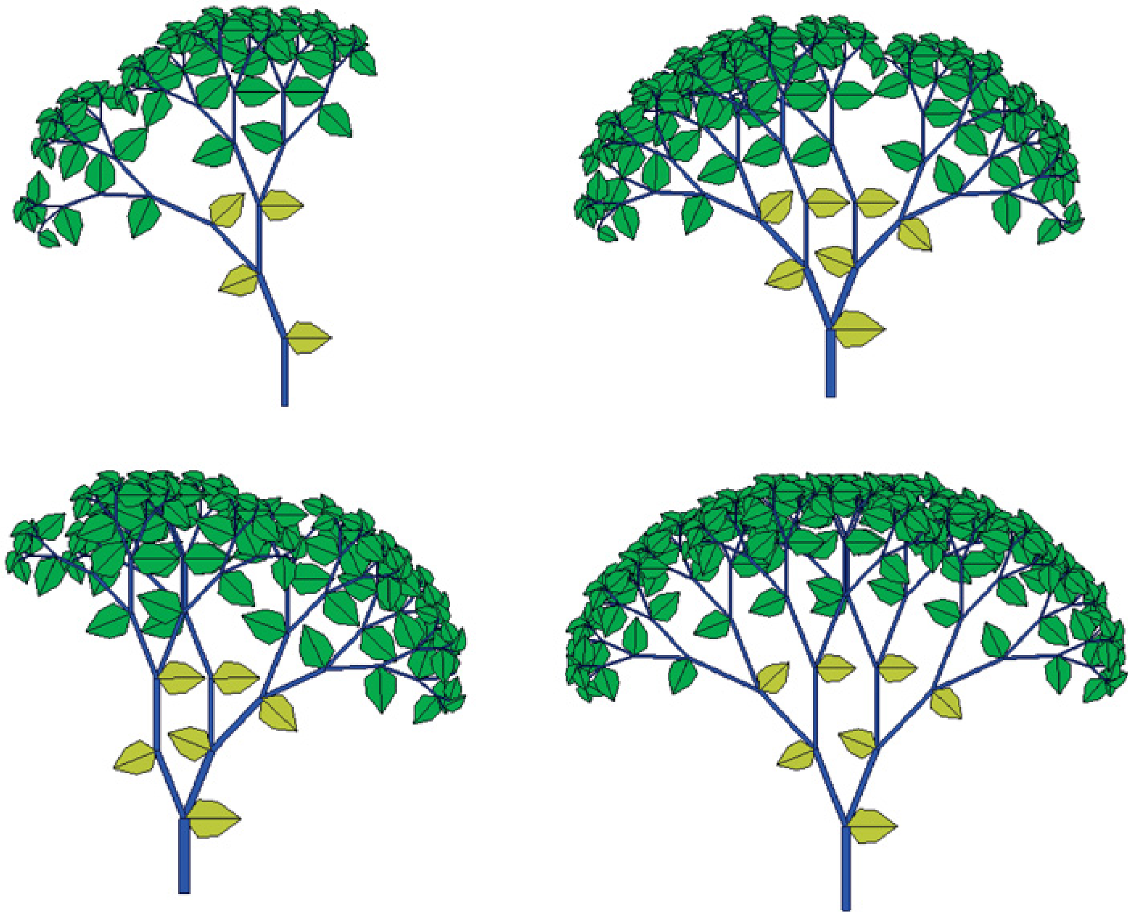


**Figure 11.11.** Trois simulations stochastiques à l'âge CD 8 d'un modèle de Leuwenberg avec 2 bourgeons par phytomère qui ramifient avec une probabilité $a = 0,8$.

La 4e figure est la structure potentielle.

On remarque que les séries organiques sont bien ajustées par le jeu de paramètres estimés (figure 11.12). Cependant, un bon ajustement n'est pas garant de précision sur les paramètres. Ce résultat est caractéristique d'un ajustement mono-stade qui ne peut s'appuyer que sur une étape de la croissance pour la restituer complètement.

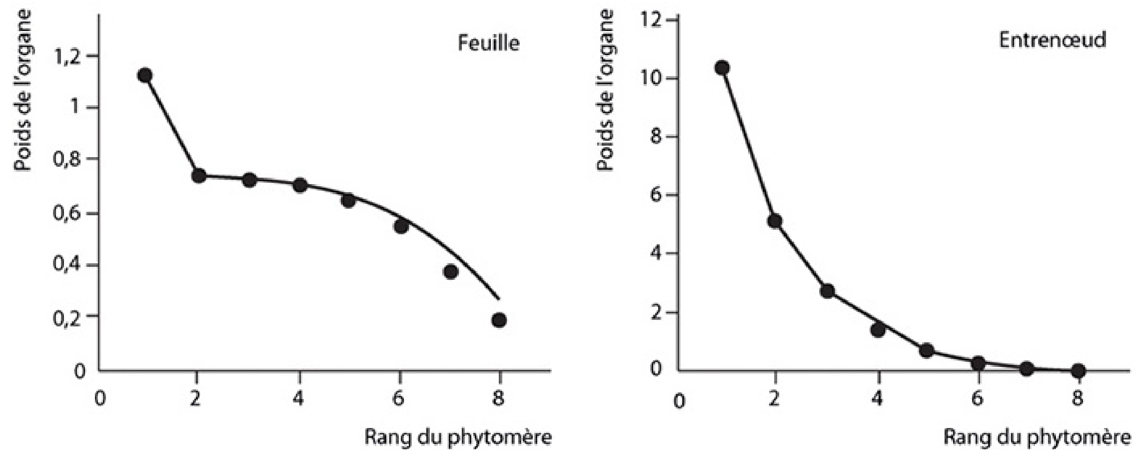



**Figure 11.12.** Ajustement des séries organiques du modèle sympodial de la figure par le modèle GreenLab (points : organes simulés, lignes : organes calculés). Logiciel Gloups.

**Tableau 11.2.** Estimation des paramètres.

| **Paramètres** | **Valeurs théoriques** | **Estimations** |
|---|---|---|
| $r$ | 10 | 11,2 |
| $Sp$ | 1000 | 2200 |
| $B_{a1}$ feuille | 1 | 0,91 |
| $B_{e1}$ entrenœud | 2 | 2,41 |
| $p_{e1}$ puits entrenœud 1 | 1 | 1,38 |
| $p_c$ puits cerne | 0,5 | 0,41 |

Les estimations ne sont pas précises ici. La plante est petite et la surface foliaire est trop faible pour que le paramètre *Sp* limite fortement la croissance et ce paramètre est mal estimé. Pour les autres paramètres, seul un chiffre significatif à l'arrondi est atteint.

## Calcul des relations sources-puits dans un modèle stochastique à développement monopodial : exemple d'un ajustement multi-stades

On choisit ici un modèle de Roux (deux âges physiologiques) dont les bourgeons fonctionnent avec une probabilité de développement $b = 0{,}8$. Le tronc peut réitérer à l'ordre 2 avec une probabilité $a = 0{,}07$. On simule 30 plantes à l'âge CD 20 (figure 11.13).

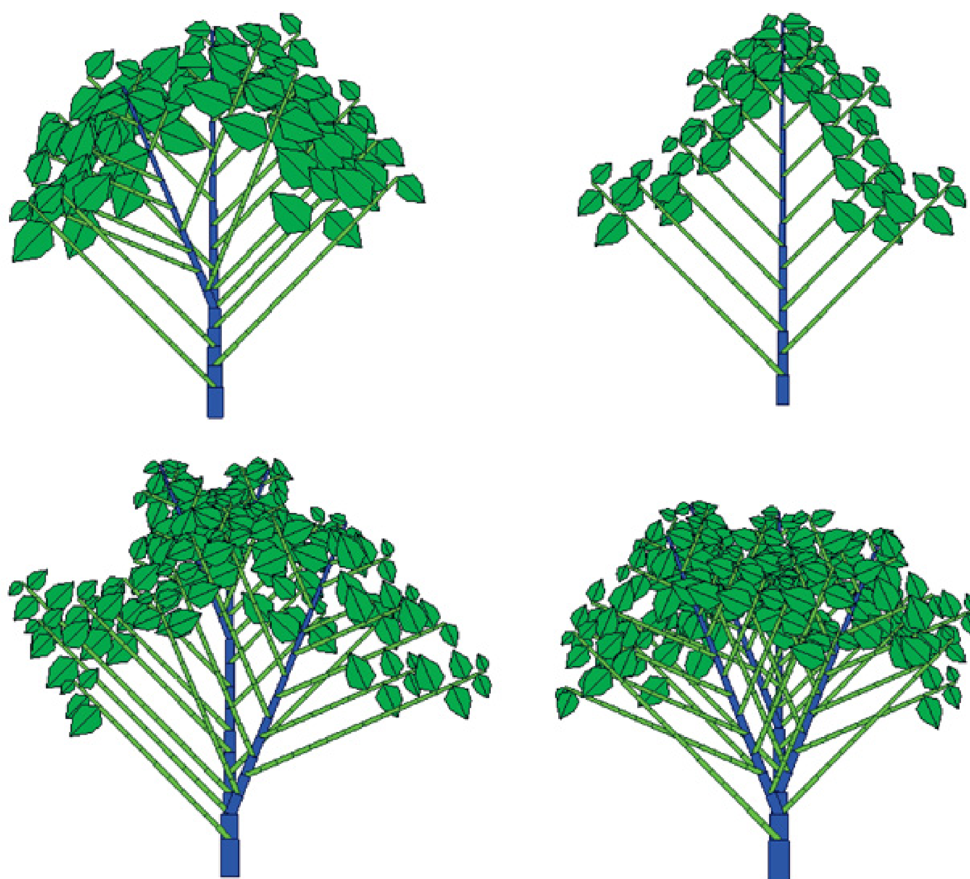


**Figure 11.13.** Simulations du modèle de Roux avec des réitérations.

Du fait de la simulation stochastique, certaines plantes ne réitèrent pas d'autres font plusieurs réitérations. Quatre plantes âgées de CD 20 sont extraites de la collection de 30 individus simulés. Bien que les structures topologiques soient très variables, il n'y a que 4 séries organiques (2 par âge physiologique × 2 types d'organes, entrenœuds et feuilles).

L'ajustement multi-stades se fait sur les données mesurées aux âges [10, 15, 20]. Les architectures obtenues sont très variables et le nombre de réitérations va de 0 à 4 dans l'échantillon simulé. Cependant, le système ne génère que 4 séries organiques, correspondant aux combinaisons (organes × âges physiologiques).

Les séries organiques simulées se construisent en faisant les moyennes des poids des organes selon leur rang à partir du sommet de l'axe. Il y a 4 types de séries organiques, car il y a deux âges physiologiques et deux types d'organes (feuilles, entrenœuds).

Les estimations des paramètres sont bonnes, ce qui est dû à l'ajustement multi-stades qui permet de bien suivre la croissance de la plante. La bonne qualité de l'ajustement s'observe en figure 11.14.

**Tableau 11.3.** Paramètres de la simulation multi-stades et leur estimation.

| Paramètres | Valeurs théoriques | Estimations |
|---|---|---|
| *r* | 20 | 20,4 |

| | | |
|---|---|---|
| *Sp* | 1000 | 961 |
| $B_{a1}$ feuille | 1 | 0,93 |
| $B_{e1}$ entrenœud | 1 | 0,96 |
| $p_{f1}$ puits feuille 1 | 1 | 0 |
| $p_{f2}$ puits feuille 2 | 1 | 1,04 |
| $p_{e1}$ puits entrenœud 1 | 0,5 | 0,54 |
| $p_{e2}$ puits entrenœud 2 | 0,5 | 0,49 |
| $p_c$ puits cerne | 0,5 | 0,47 |

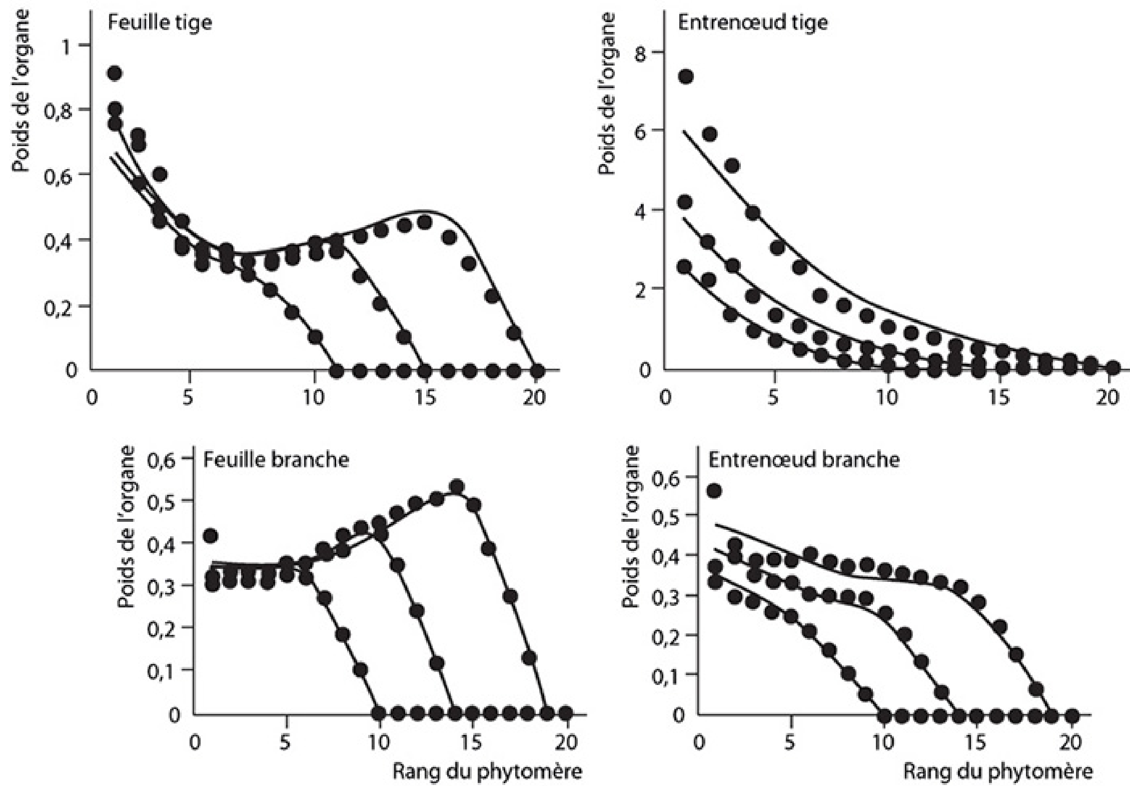



**Figure 11.14.** Ajustements multi-stades (10, 15, 20 CD) des séries organiques du modèle monopodial de la figure 11.13 (logiciel Gloups).

Points : organes simulés, lignes : organes calculés.

Ces deux exemples montrent que la complexité de l'architecture n'est qu'apparente car elle résulte de l'action d'un petit nombre de paramètres. Ceux-ci génèrent un petit nombre de séries organiques qui contiennent l'information suffisante pour reconstituer le développement, la croissance et l'architecture de la plante.

## Construction des cibles pour la croissance

**Tableau 11.4.** Cible constituée de séries d'entrenœuds relatifs aux figures 11.13 et 11.14.

| Tige | Poids | Entrenœud | | Branche | Poids | Entrenœud | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | |

| Rang | 10 CD | 15 CD | 20 CD | Rang | 10 CD | 15 CD | 20 CD |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 20 | –1 | –1 | –0,01 | 20 | –1 | –1 | –0,01 |
| 19 | –1 | –1 | 7,35 | 19 | –1 | –1 | –0,01 |
| 18 | –1 | –1 | 5,92 | 18 | –1 | –1 | 0,56 |
| 17 | –1 | –1 | 5,10 | 17 | –1 | –1 | 0,42 |
| 16 | –1 | –1 | 3,91 | 16 | –1 | –1 | 0,39 |
| 15 | –1 | –0,01 | 3,04 | 15 | –1 | –0,01 | 0,39 |
| 14 | –1 | 4,19 | 2,52 | 14 | –1 | –0,01 | 0,39 |
| 13 | –1 | 3,19 | 1,86 | 13 | –1 | 0,37 | 0,40 |
| 12 | –1 | 2,61 | 1,57 | 12 | –1 | 0,40 | 0,38 |
| 11 | –1 | 1,81 | 1,30 | 11 | –1 | 0,35 | 0,37 |
| 10 | 2,55 | 1,30 | 1,02 | 10 | –0,01 | 0,34 | 0,38 |
| 9 | 2,22 | 1,05 | 0,90 | 9 | 0,34 | 0,33 | 0,36 |
| 8 | 1,36 | 0,78 | 0,75 | 8 | 0,30 | 0,30 | 0,35 |
| 7 | 0,93 | 0,62 | 0,58 | 7 | 0,29 | 0,30 | 0,34 |
| 6 | 0,65 | 0,49 | 0,46 | 6 | 0,26 | 0,30 | 0,33 |
| 5 | 0,47 | 0,39 | 0,39 | 5 | 0,25 | 0,29 | 0,32 |
| 4 | 0,30 | 0,29 | 0,29 | 4 | 0,21 | 0,26 | 0,28 |
| 3 | 0,20 | 0,19 | 0,20 | 3 | 0,17 | 0,20 | 0,22 |
| 2 | 0,12 | 0,12 | 0,13 | 2 | 0,11 | 0,13 | 0,15 |
| 1 | 0,06 | 0,05 | 0,06 | 1 | 0,05 | 0,06 | 0,07 |

Dans la pratique, il faut définir un format standard qui permet l’assimilation des données relevées sur les cimes. Le tableau 11.4 montre l’agencement des séries organiques des entrenœuds. Il faut faire de même pour les feuilles. Il y a deux âges physiologiques et trois âges chronologiques [10, 15, 20] de mesures. Les rangs sont alignés par ordre décroissant. Le dernier rang est l’organe de l’extrémité de la série (dernier phytomère créé). Les deux premiers stades [10 et 15 CD] sont complétés par la valeur –1 au-delà de leur durée. Du fait du comportement stochastique, les rangs extrêmes peuvent n’être pas réalisés dans la cible. La valeur – 0,01 indique qu’il ne faut pas ajuster la valeur qui n’a pas été obtenue dans la simulation. Par ailleurs, une donnée manquante est indiquée 999.

## Plantes dont les axes ont un développement déterministe : usage des masques

Seules les plantes herbacées monocaules des grandes cultures comme le maïs, le tournesol ou la betterave ont un développement qui peut être considéré comme déterministe. On entend par là que le nombre de phytomères produit par un méristème à un âge donné est invariable et dépend strictement des sommes de températures. Le paramètre $b$ de Bernoulli prend la valeur $b = 1$. Toutefois, même chez ces plantes des aspects stochastiques, peuvent apparaître, notamment sur la position des ramifications ou des fruits. Ainsi, chez le poivron ou le concombre, d’une plante à l’autre, bien que les tiges aient formé le même nombre de phytomères, l’emplacement des fruits mûrs varie, suite à des avortements aléatoires des jeunes

fruits selon leur position. Chez le poivron, le nombre de ramifications est variable de même que la position des fruits non avortés.

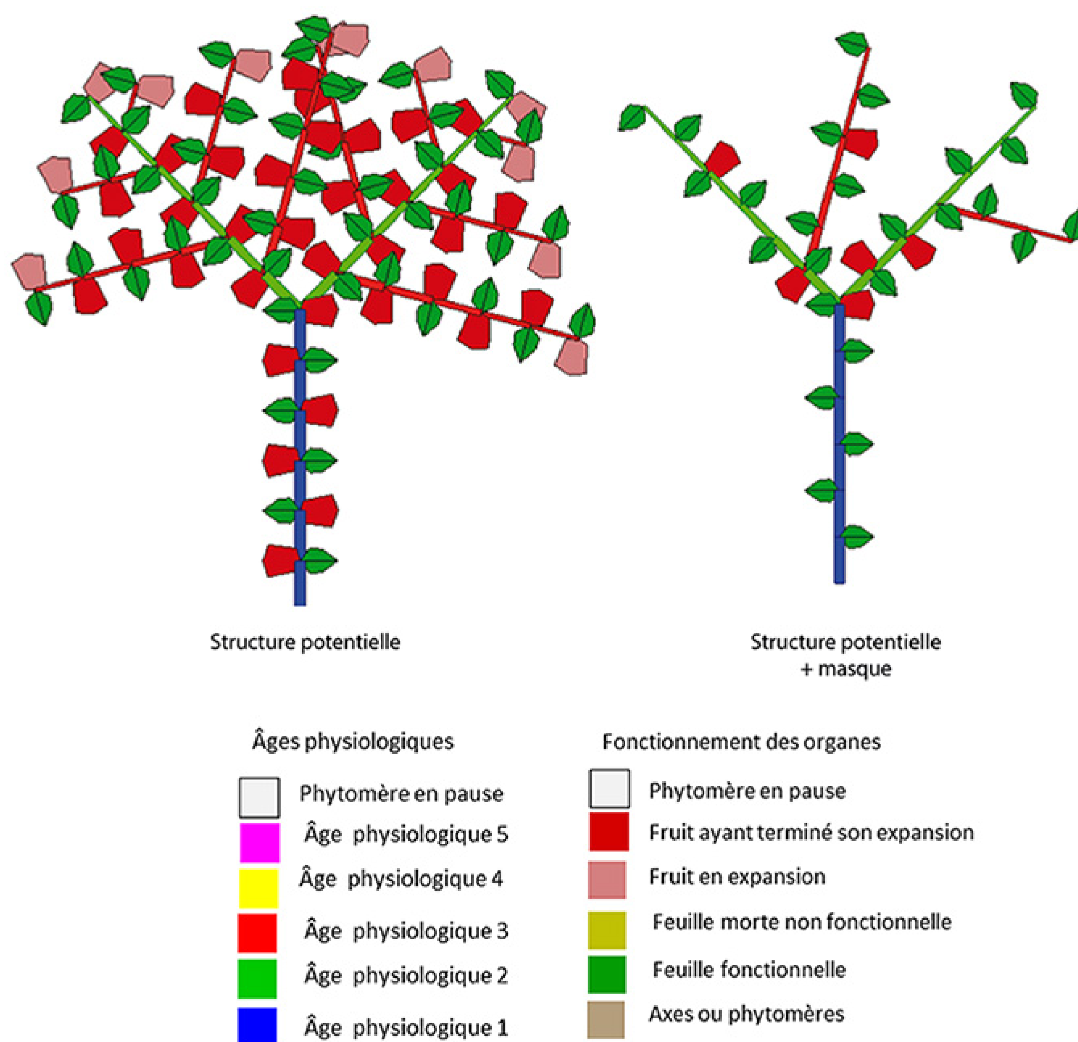



**Figure 11.15.** Usage des masques.

On oblige par un masque à ne faire réaliser par simulation qu'une partie de la structure potentielle et qui correspond exactement à l'emplacement des organes relevés sur l'architecture de la plante (ici, cas d'un poivron).

Du fait de la valeur $b = 1$, la plante peut être exactement répliquée par le programme de simulation, ce qui fait le développement peut être considéré comme ayant été déterministe qu'à posteriori. Le développement pendant la simulation peut être forcé pour suivre une structure topologique fixée et des fruits ou des ramifications peuvent être supprimés sur des phytomères particuliers. Cela revient à n'explorer qu'une partie de la structure potentielle. On crée ainsi un « masque » lié à la structure topologique de la plante étudiée. Le masque réplique exactement le nombre d'axes différents selon leurs âges physiologiques et leurs positions dans l'empilement de la structure. La compilation des axes réalisés permet la reconstitution des séries organiques à partir des cohortes. On peut ajuster ainsi une plante ou un groupe de

plantes au modèle GreenLab. La méthode des masques (figure 11.15) est utilisée par les logiciels Digiplante (ECP), GreenScilab (Liama) et Gloups (Cirad) (chapitre 12) sur les plantes cultivées, telle que le poivron, la tomate, le concombre, etc.

Cette méthode est praticable sur de nombreuses cultures herbacées, si le développement se limite à une taille raisonnable (quelques dizaines de phytomères). Elle est impraticable sur des plantes volumineuses.

## Plantes dont les axes ont un développement stochastique

Il faut distinguer les plantes dont les méristèmes n'avortent pas de celles où la mortalité est une composante essentielle du développement. Les premières sont des plantes annuelles souvent herbacées à croissance continue comme le colza. Les deuxièmes sont le plus souvent ligneuses avec une croissance secondaire et pluriannuelle, comme les arbustes à développement continu (caféier) ou plus généralement, les arbres à développement rythmique (peuplier). On considère des collections de plantes stochastiques de même âge chronologique et issues de la même distribution. Elles sont toutes reliées à la même structure potentielle.

### Cas des plantes à croissance continue sans mortalité des méristèmes

Dans ce cas, la structure topologique ne contient plus le temps d'une façon explicite. On ne peut pas attribuer un âge chronologique exact à l'apparition d'un phytomère dans la structure. L'âge chronologique d'un organe situé à $K$ phytomères de la base de la plante est distribué selon la binomiale négative, de paramètres $BN(K, b)$. Dans cet exemple, les plantes simulées sont toutes différentes, bien qu'elles aient le même âge chronologique. Ainsi, à l'âge $T$, le nombre de phytomères des tiges suit une loi binomiale positive $B(T, b)$, l'emplacement des ramifications est aléatoire, etc. On a vu, au chapitre 6, qu'il suffit d'ordonner les séries organiques selon leur rang à partir du sommet des axes, pour retrouver une expression mathématique du modèle GreenLab. Le phytomère moyen situé au rang $K$ du sommet d'un axe correspond à la moyenne des phytomères de cet axe dans la structure potentielle selon les probabilités tirées de la loi binomiale négative $BN(K, b)$.

Or, l'analyse des cimes fournit les probabilités associées au développement, ce qui permet de construire la structure potentielle nécessaire à l'estimation des paramètres. À chaque emplacement dans la structure potentielle on peut associer une probabilité d'existence d'un phytomère (chapitre 4). Les mesures à effectuer sur les plantes stochastiques sont exactement de même type que pour les plantes déterministes, mais il n'y a pas de masque, ce qui simplifie la méthode ! Bien que dans le cas des plantes annuelles dont la structure est petite, la totalité de la plante soit mesurable, on peut se contenter d'effectuer seulement des sondages pour reconstituer les séries organiques de la cible. Il est inutile de tout mesurer. Selon la précision demandée sur les paramètres, les méthodes statistiques fournissent la taille adaptée des échantillons.

Dans cette étude, on simule un échantillon de 30 plantes stochastiques selon un modèle de Roux (prototype de caféier) dont on représente 3 simulations aléatoires en figure 11.16. Les paramètres pour la construction du modèle sont donnés ci-dessous.

#### Description botanique des phytomères

Il y a deux âges physiologiques :

– tige : 1 entrenœud, 2 feuilles, 2 ramifications par phytomères ;

– branches : 1 entrenœud, 2 feuilles, 1 fruit par phytomère.

Paramètres du développement

| Rythme $w$ | Taux de ramification $a$ | Bernoulli $b_1$ | Bernoulli $b_2$ | Viabilité $c$ |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 1 |

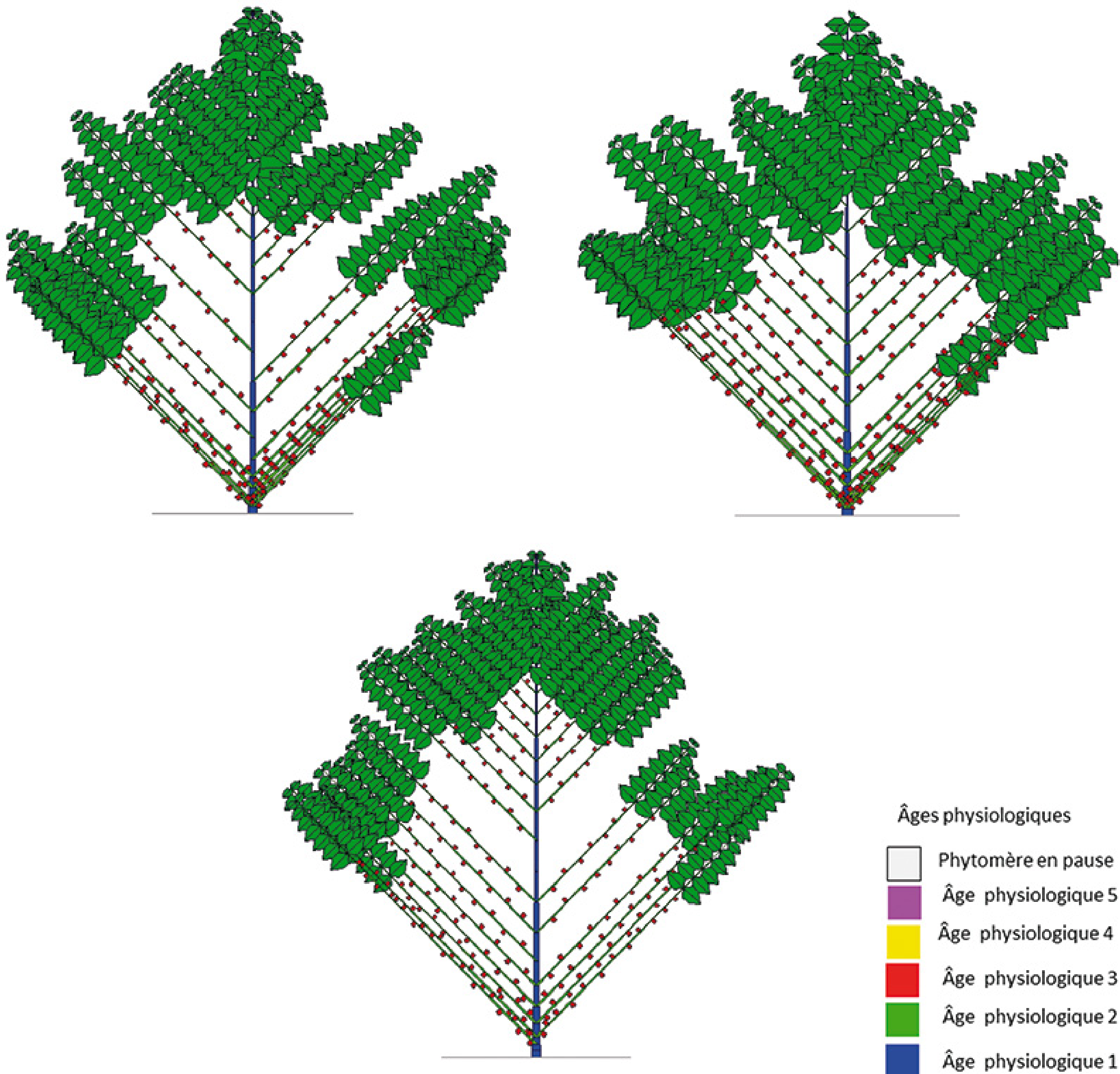



**Figure 11.16.** Trois plantes stochastiques computationnelles parmi 30 simulées.

Les feuilles qui ont passé leur durée de vie sont supprimées. L'effet du processus de Bernoulli dans l'irrégularité des cimes est visible de même que l'effet du taux de ramification.

À l’âge chronologique 30 CD, et sur les 30 simulations, le nombre moyen de phytomères de la tige vaut $n_1$ = 34,2 et ceux des branches $n_2$ = 452,8.

### Paramètres sources-puits (croissance)

Certains paramètres sont directement mesurés sur la plante : la durée de fonctionnement des feuilles $t_a$ = 10 CD, la durée d’expansion des feuilles et des entrenœuds $t_{xo}$ = 5 CD, la durée d’expansion des fruits $t_{xf}$ = 10 CD, l’épaisseur des feuilles $\varepsilon$ = 0,05.

Les rapports des forces de puits du même type d’organes entre les âges physiologiques 2 et 1 sont des allométries directement mesurables qui sont égales aux rapports des poids des organes respectifs. En effet, les organes de même nature ont la même fonction de variation des puits et la croissance secondaire des entrenœuds est encore négligeable pendant la phase d’expansion de la moelle. Ici, on a fixé la valeur de cette allométrie à 0,5 pour les feuilles et entrenœuds. Seuls les puits des âges physiologiques 1 sont donc à estimer, les autres s’en déduisent par allométrie.

Dans le cas étudié, il y a 8 paramètres à estimer, sachant que le deuxième paramètre des lois bêta est fixé : graine $Q0$ = 1 (donnée, non estimée), efficience du climat $r$ = 7, surface de production $Sp$ = 10000, et pour les fonctions puits :

| | Force puits, $\varphi 1$ | Paramètres bêta, $\varphi 1$ | Force puits, $\varphi 2$ | Paramètres bêta, $\varphi 2$ |
|---|---|---|---|---|
| Feuilles | 1 | $B_{a1}$ = 1 $B_{a2}$ = 2 | 0,5 | $B_{a1}$ = 1 $B_{a2}$ = 2 |
| Entrenœuds | 0,5 | $B_{e1}$ = 1 $B_{e2}$ = 3 | 0,25 | $B_{e1}$ = 1 $B_{e2}$ = 3 |
| Fruits | 0 | | 2 | $B_{f1}$ = 3 $B_{f2}$ = 1 |
| Cerne | 0,3 | | | |

Les variations de puits sont choisies contrastées. On choisit une forme décroissante pour les entrenœuds, croissante pour les fruits et symétrique en cloche pour les feuilles, ce qui correspond qualitativement assez bien aux observations (figure 11.17).

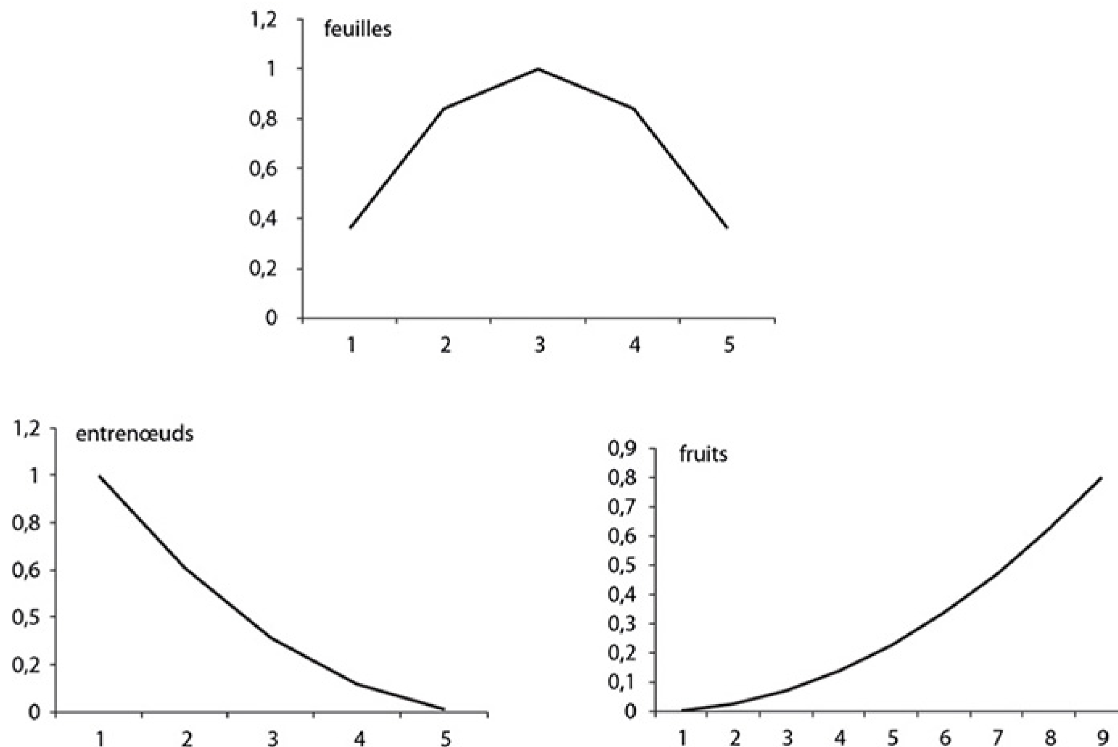



**Figure 11.17.** Lois des variations de puits des organes choisies pour la plante computationnelle.

L'analyse architecturale peut porter sur un stade de croissance (ajustement mono-stade), ou sur plusieurs stades. Dans le premier cas, même avec un bon ajustement, on n'a aucune garantie que les paramètres sources-puits soient restés stables pendant la croissance. L'ajustement multi-stades permet de le vérifier.

Sur les 30 plantes stochastiques générées aux âges [10, 20, 30] CD, on utilise deux types de mesures comme on pourrait le faire en conditions réelles : les compartiments et les séries organiques simples.

### Usage et analyse des compartiments

Les poids des différents compartiments d'organes sont supposés mesurables. Cela implique que le volume de la plante est réduit et qu'il n'y a pas de sénescence. Tous les organes sont présents et peuvent être récoltés. Il s'agit donc de plantes annuelles. Ici, seule l'évolution des poids des compartiments feuilles, entrenœuds, fruits est mesurée à trois stades de développement, en regroupant les deux âges physiologiques. Dans la cible, il y a 9 mesures à ajuster. Les fonctions puits à estimer sont respectivement celles des cernes, des entrenœuds, des fruits, respectivement $p_c$, $p_e$ et $p_f$, étant entendu que le puits des feuilles est fixé à 1, et que nous ne différencions plus les âges physiologiques. De plus, il est impossible de calculer les paramètres $B_o$ des variations de puits des organes *o*, car les compartiments noient l'information liée au phytomère. Ils sont ignorés ; on considère que la variation des puits joue peu sur le poids des compartiments si l'on se focalise sur la force des puits. Enfin, il y a 5 paramètres à estimer : $r$, $Sp$, $p_e$, $p_f$, $p_c$.

**Tableau 11.5.** Estimation des paramètres.

| | *r* | *Sp* | $p_c$ | $p_e$ | $p_f$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Valeur | 7 | 10000 | 0,3 | 0,5 | 2 |
| Estimation | 7,17 | 10200 | 0,29 | 0,49 | 1,98 |

À l'âge 30 CD, la biomasse produite vaut $Q$ = 18 kg et la demande vaut $D$ = 423

Les résultats montrent que la méthode est performante. La précision sur les paramètres est bonne et les compartiments sont bien ajustés (figure 11.18).

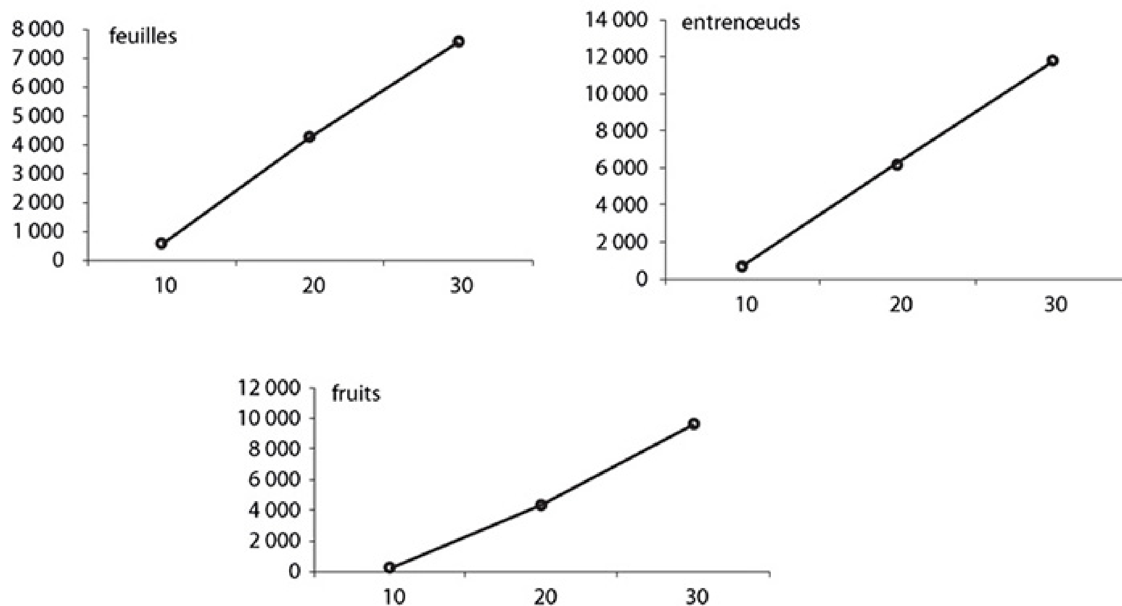



**Figure 11.18.** Comparaisons des poids des compartiments d'organes simulés (●) et calculés (ligne) sur 3 stades de croissance [10, 20, 30].

Dans ce cas, le modèle GreenLab fonctionne comme un modèle de culture classique à compartiments, avec plus de précision car il donne la surface de production par plante et les forces de puits des différents types d'organes, en exploitant des allométries. L'ignorance des lois de variations de puits n'empêche pas d'ajuster la production sur des hypothèses simples comme, par exemple, la constance des puits ($B_{a1} = B_{a2} = 1$, $B_{\mathbf{e1}} = B_{e2} = 1$).

**Tableau 11.6.** Estimation des paramètres en supposant les puits constants.

| | *r* | *Sp* | $p_c$ | $p_e$ | $p_f$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Valeur | 7 | 10000 | 0,3 | 0,5 | 2 |
| Estimation | 7,03 | 10024 | 0,42 | 0,32 | 0,82 |

La précision sur $r$ et $Sp$ est la même, mais les valeurs des puits sont modifiées (notamment pour les fruits), pour un résultat équivalent dans l'ajustement des compartiments. Les puits des organes s'adaptent pour représenter les puits des compartiments et perdent leur signification. Ce type d'analyse plus simple nécessite donc d'avoir calibré au préalable les variations de puits.

### Usage et analyse des séries organiques simples multi-stades

Avec le même lot de paramètres sources-puits, nous utilisons cette fois une cible contenant les séries organiques simples de la plante, relevées sur les 30 plantes stochastiques simulées aux âges [10, 20, 30]. Il y a deux séries pour les tiges et 3 séries pour les branches (qui portent les fruits). Il y a 10 paramètres à calculer pour 300 données dans la cible. Les résultats sont portés dans le tableau 11.7 et la figure 11.19.

**Tableau 11.7.** Estimation des paramètres en ajustement multi-stades.

| | $r$ | $Sp$ | $B_a$ | $B_e$ | $B_f$ | $p_c$ | $p_e$ | $p_f$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Valeur | 7 | 10000,00 | 2,00 | 1,00 | 3,00 | 0,30 | 0,50 | 2,00 |
| Estimation | 6.60 | 9301,16 | 2,18 | 1,50 | 2,96 | 0,28 | 0,43 | 1,86 |

On constate que tous les paramètres sont calculables. L'ordre de grandeur de chaque paramètre est correct, mais il n'y a qu'un chiffre significatif d'assuré à l'arrondi près. Cela dépend évidemment de la taille de l'échantillon et du nombre de stades pris en compte. Un problème vient du fait que les paramètres sont liés dans les observations, ce qui augmente les variances. Ainsi $r$ et $Sp$ sont liés positivement du fait du rapport $Sp/r$ dans l'équation de production. Si $r$ augmente, $Sp$ doit aussi augmenter pour compenser. Dans le poids des organes, les variations des puits des organes interfèrent avec les forces de puits. En particulier, pour les entrenœuds dont il faut aussi séparer les parts de croissances primaire et secondaire. Néanmoins, le système fonctionne bien et les ajustements des séries observées permettent de connaître les valeurs approchées des paramètres sources et puits.

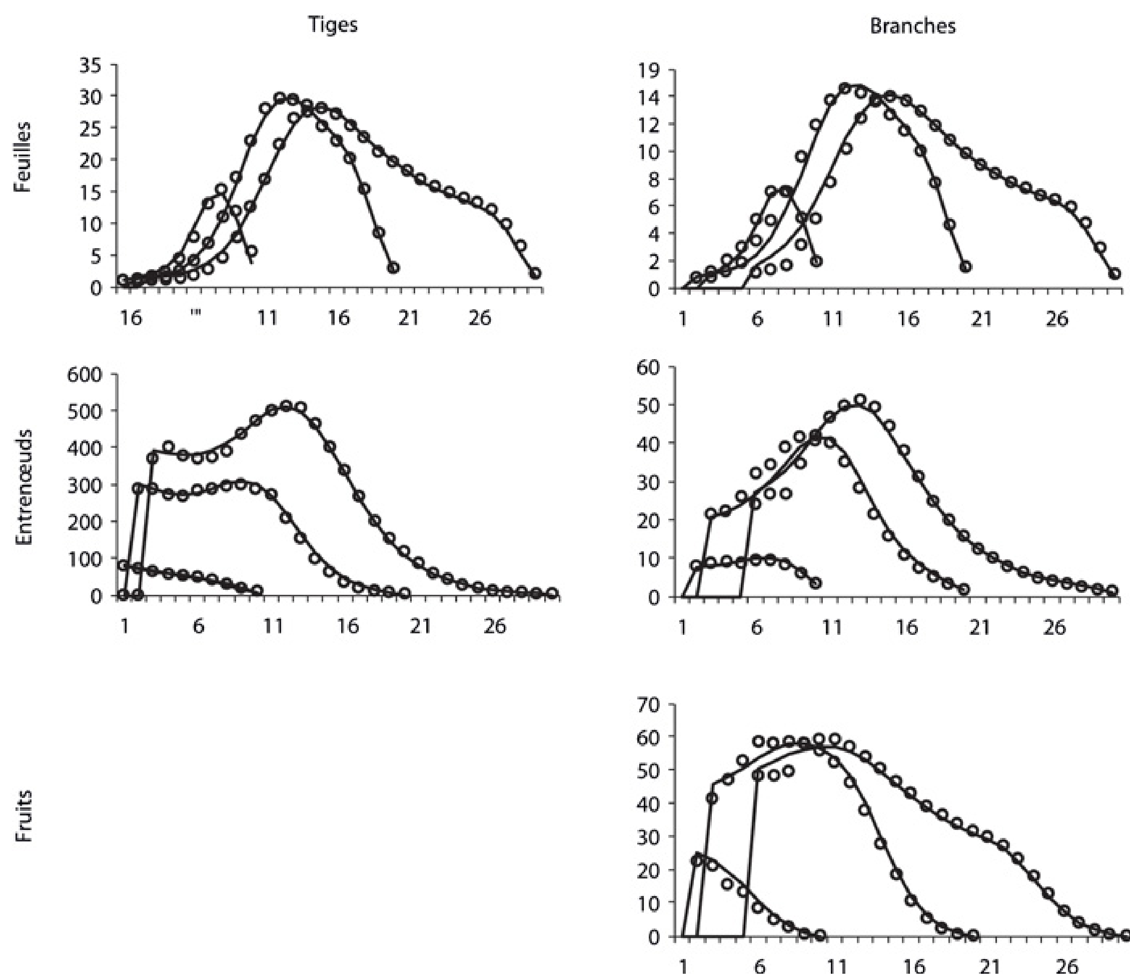



**Figure 11.19.** Ajustements des moyennes des séries organiques simulées (○) par les séries organiques calculées par le modèle (lignes).

On remarque l'excellente qualité des ajustements.

Un point très intéressant est que les séries organiques ne contiennent pas explicitement le poids des compartiments. Avec un simple échantillon, on peut estimer le poids des compartiments et donc la production de la plante, comme l'illustre le tableau 11.8.

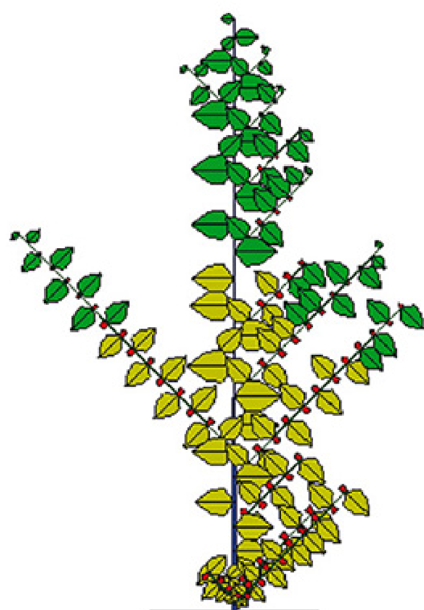
**Tableau 11.8.** Prédiction de la production à partir des séries organiques.

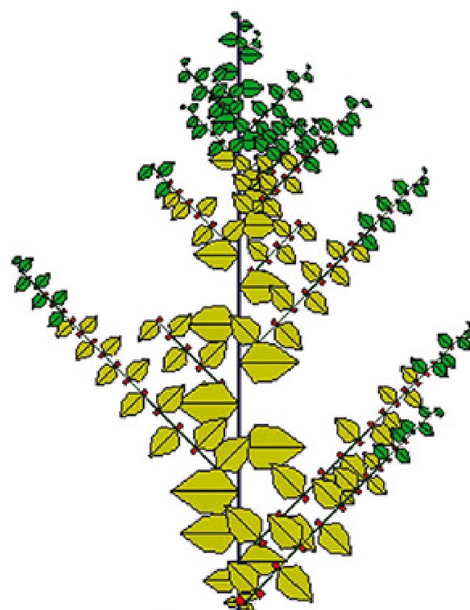
| CD | Production feuilles | | Production entrenœuds | | Production fruits | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Observée | Prédite | Observée | Prédite | Observée | Prédite |
| 10 | 564 | 571 | 664 | 832 | 215 | 230 |
| 20 | 4253 | 4249 | 6188 | 6537 | 4328 | 4290 |
| 30 | 7571 | 7598 | 11796 | 12128 | 9634 | 9389 |

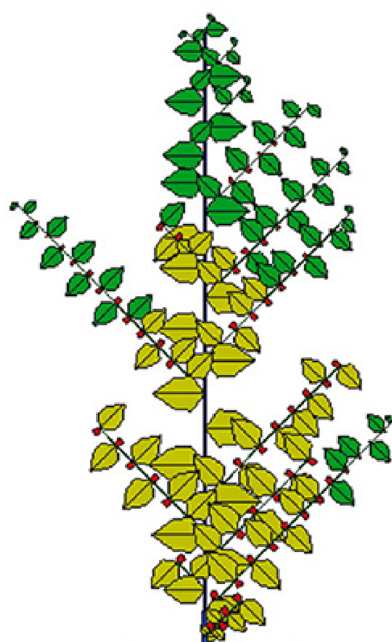
La méthode permet donc d'estimer la production d'une plante à partir des échantillons de séries organiques prélevés.

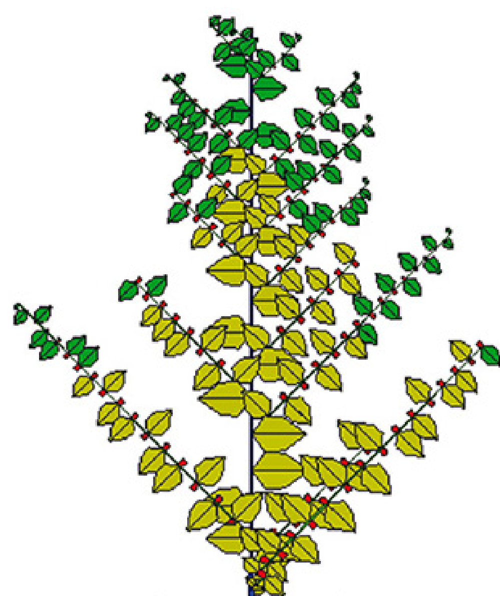
## Cas des plantes à croissance continue avec mortalité des méristèmes

Il s’agit de plantes ligneuses pluriannuelles dont les structures peuvent être volumineuses et doivent être échantillonnées par des séries organiques. Le poids de la plante et des compartiments n’est plus accessible à la mesure car la senescence des organes et la mortalité des axes suppriment une bonne partie de l’information contenue dans l’architecture de la plante. La prise en compte de la viabilité des méristèmes est donc indispensable pour la modélisation de la croissance et du développement des plantes ligneuses. La croissance secondaire se manifeste dans la plupart des cas (sauf chez des plantes comme les bambous) et doit être modélisée précisément.









Fonctionnement des organes

- Phytomère en pause
- Fruit ayant terminé son expansion
- Fruit en expansion
- Feuille morte non fonctionnelle
- Feuille fonctionnelle
- Axes ou phytomères

**Figure 11.20.** Quatre plantes stochastiques computationnelles parmi les 30 simulées.

Les feuilles qui ont passé leur durée de vie (10 CD) sont jaunies. Dix CD après la mort du méristème, la branche est morte. Les branches ont un développement qui dépend de 3 probabilités. La première pour le développement ($b$ = 0,8), la seconde pour la ramification ($a$ = 0,8) et il s'y rajoute la mortalité qui peut survenir à tout moment avec la viabilité $c$ = 0,95.

Les paramètres pour la construction du modèle sont donnés ci-dessous.

### Description botanique des phytomères

Nous considérons deux âges physiologiques :

– tige : 1 entrenœud, 1 feuille, 1 ramification par phytomère ;

– branches : 1 entrenœud, 1 feuille, 1 fruit par phytomère.

### Paramètres du développement

| **Rythme *w*** | **Taux de ramification *a*** | **Bernoulli $b_1$** | **Bernoulli $b_2$** | **Viabilité *c*** |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,95 |

Sur les 30 simulations à l'âge chronologique 30 CD, le nombre moyen de phytomères de la tige vaut $n_1$ = 24,2 et ceux des branches $n_2$ = 140,9. En l'absence de mortalité, il y aurait : $n_2 = (0{,}8)^3 \times 29 \times 30/2 = 222$ phytomères d'ordre 2.

La mortalité a donc éliminé 82 phytomères ce qui représente environ le tiers. La taille moyenne des branches mortes est donnée par la formule :

$X_2 = b_2\, c/(1 - c) = 15{,}2$ phytomères.

### Paramètres sources-puits (croissance)

Ils sont fixés ainsi : durée de fonctionnement des feuilles $t_a$ = 10 CD, durée d'expansion des feuilles et des entrenœuds $t_{xo}$ = 5 CD, durée d'expansion des fruits $t_{xf}$ = 10 CD, épaisseur de la feuille $\varepsilon$ = 0,05.

L'allométrie de variation des puits entre les deux âges physiologiques vaut 0,5 pour les feuilles et les entrenœuds. Seuls les puits des âges physiologiques 1 sont donc à estimer. Dans le cas étudié, il y a 8 paramètres à estimer sans la graine, sachant que l'on fixe le deuxième paramètre des lois bêta.

Nous prenons comme paramètres : graine $Q0$ = 1 (donnée), efficience du climat $r$ = 7, surface de production $Sp$ = 10000 et pour les fonctions puits :

| | **Force puits $\varphi 1$** | **Paramètres bêta $\varphi 1$** | **Force puits $\varphi 2$** | **Paramètres bêta $\varphi 2$** |
|---|---|---|---|---|
| Feuilles | 1 | $B_{a_1} = 1$ $B_{a_2} = 2$ | 0,5 | $B_{a_1} = 1$ $B_{a_2} = 2$ |
| Entrenœuds | 0,5 | $B_{e_1} = 1$ $B_{e_2} = 3$ | 0,25 | $B_{e_1} = 1$ $B_{e_2} = 3$ |
| Fruits | 0 | | 5 | $B_{f_1} = 3$ $B_{f_2} = 1$ |
| Cerne | 0,3 | | | |

Les 30 plantes stochastiques simulées aux âges [10, 20, 30] CD (figure 11.20), donnent deux séries organiques pour les tiges et 3 séries pour les branches. Seules les branches vivantes des structures simulées doivent être récoltées pour établir les séries organiques. En effet, les

branches mortes sont tronquées. On ne peut pas les inclure dans le tri effectué à partir des apex. De plus, la structure potentielle ignore si une branche est morte ou non. On ne connaît que la probabilité d'existence d'un phytomère. Seules les branches simulées vivantes sont ajustables à celles fournies par la structure potentielle. Il y a 10 paramètres à calculer pour 300 données dans la cible. Les résultats sont portés dans le tableau 11.9 et la figure 11.21 montre les ajustements des séries organiques par les moindres carrés, en optimisant les paramètres.

**Tableau 11.9.** Estimation des paramètres.

| | $r$ | $Sp$ | $B_a$ | $B_e$ | $B_f$ | $p_c$ | $p_e$ | $p_f$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Valeur | 10 | 10000 | 2 | 1 | 3 | 0,3 | 0,5 | 5 |
| Estimation | 8,51 | 7768,90 | 2,04 | 1,93 | 2,33 | 0,26 | 0,70 | 3,46 |

À l'âge 30 CD, la biomasse produite vaut $Q$ = 16 kg et la demande vaut $D$ = 160 kg.

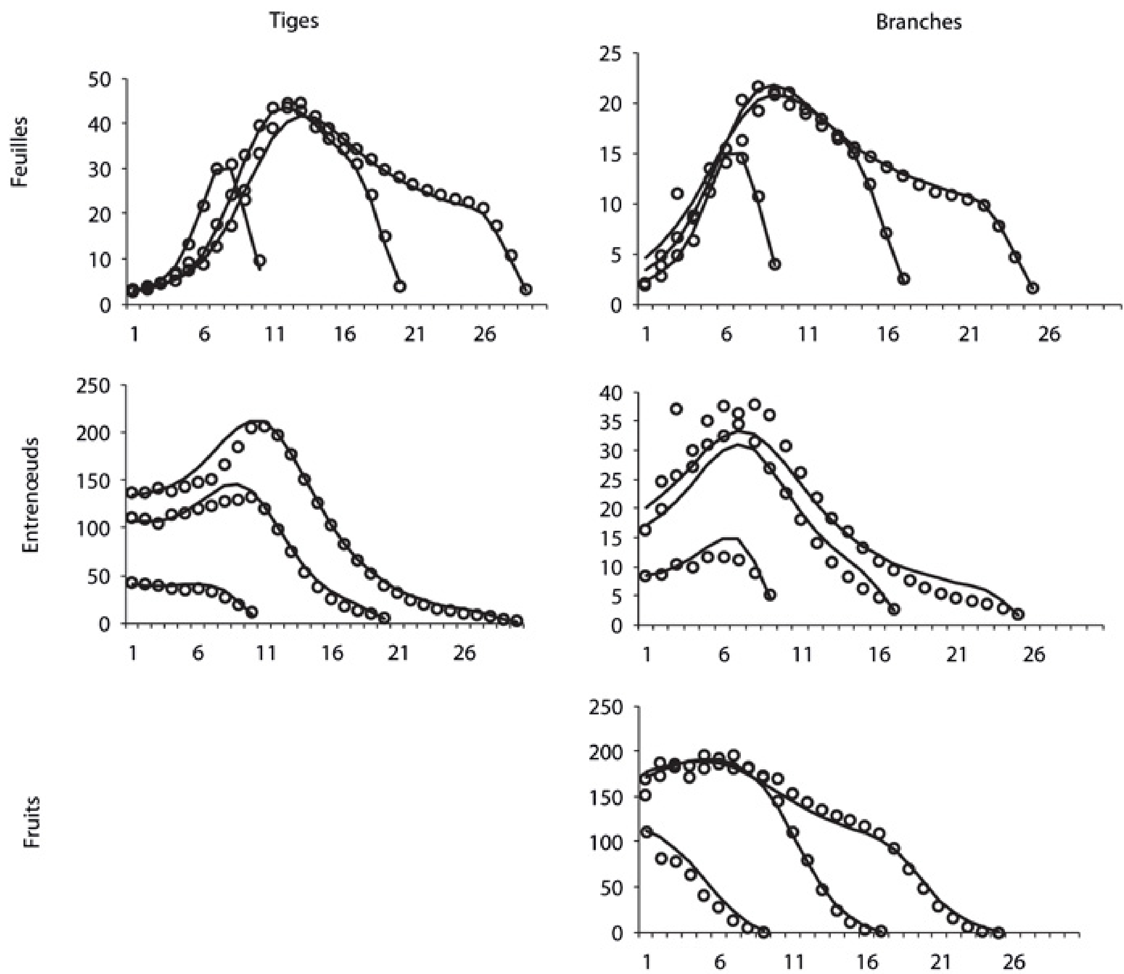



**Figure 11.21.** Ajustements multi-stades [10, 20, 30 CD] des moyennes des séries organiques simulées (○) par les séries organiques calculées par le modèle (lignes).

On remarque la bonne qualité des ajustements.

Les séries organiques sont bien ajustées. Mais les estimations des paramètres sont moins précises car on ne peut utiliser que les branches vivantes, pour établir les séries organiques.

Néanmoins, les valeurs calculées respectent bien les ordres de grandeur.

### Cas des plantes herbacées (séries organiques composées)

Dans certains cas, bien que les organes de la tige soient bien développés, il n'est pas possible d'isoler les organes sur les ramifications et ceci pour deux raisons. D'une part, la croissance ne suit plus le schéma du développement et la notion de cohorte n'est plus valide pour le poids des organes, et d'autre part, les phytomères des ramifications en expansion retardée sont trop petits pour être mesurables isolément. Cependant, les nombres d'organes des ramifications, même encore embryonnaires, sont connus et la somme des poids des organes rassemblés en compartiments dans les ramifications restent mesurables. Ils fournissent des séries organiques composées le long de la tige. C'est le cas des plantes herbacées en rosette, comme le colza, le *Spilanthes*, le chrysanthème, etc. (chapitre 12) qui ont une ramification basitonée.

Pour tester la méthode inverse sur ce type de plante, on se propose de construire une plante computationnelle à partir des paramètres donnés ci-dessous.

#### Description botanique des phytomères

Nous considérons deux âges physiologiques :

– tige : 1 entrenœud, 1 feuille, 1 ramification par phytomère, 1 fruit terminal au 12e phytomère dont la floraison arrête le développement de la tige et déclenche les floraisons latérales (chapitre 7) ;
– branches : 1 entrenœud, 1 feuille, floraison synchrone avec la tige et 1 fruit terminal.

#### Paramètres du développement

| **Rythme** $w$ | **Taux de ramification** $a$ | **Paramètre retard ramification** $g_o$ | **Paramètre de Bernoulli** $b_1$ | **Paramètre de Bernoulli** $b_2$ | **Viabilité** $c$ |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 2 | 0,9 | 0,9 | 1 |

La loi de retard à la ramification (basipétale sur les branches, de paramètre $g_o = 2$) est la même pour tous les organes d'un phytomère des branches (chapitre 7).

#### Paramètres sources-puits (croissance)

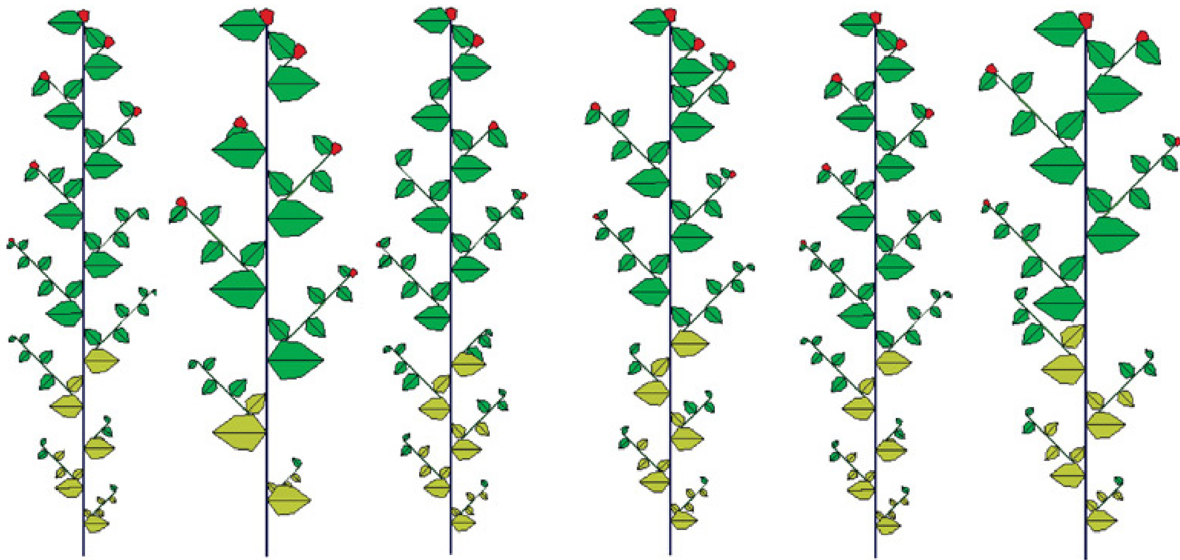


**Figure 11.22.** Six simulations stochastiques d'herbacées avec une basitonie sur 20 cycles de croissance.

L'expansion des branches se fait séquentiellement à partir de l'apex. Les ramifications basales sont les plus tardives et sont à peine développées.

Certains paramètres sont donnés par des mesures directes sur la plante : la durée de fonctionnement des feuilles $t_a$ = 10 CD, la durée d'expansion des feuilles et des fruits $t_x$ = 10 CD, l'épaisseur de la feuille $\varepsilon$ = 0,05.

Nous prenons par ailleurs : graine $Q0$ = 1 (donnée), efficience du climat $r$ = 20, surface de production $Sp$ = 2000 et comme fonctions puits :

| | **Force puits $\varphi 1$** | **Paramètres bêta $\varphi 1$** | **Force puits $\varphi 2$** | **Paramètres bêta $\varphi 2$** |
|---|---|---|---|---|
| Feuilles | 1 | $B_{a1}$ = 1 $B_{a2}$ = 1 | 0,7 | $B_{a1}$ = 1 $B_{a2}$ = 1 |
| Entrenœuds | 0,7 | $B_{e1}$ = 1 $B_{e2}$ = 1 | 0,35 | $B_{e1}$ = 1 $B_{e2}$ = 1 |
| Fruits | 0 | | 10 | $B_{f1}$ = 1 $B_{f2}$ = 1 |
| Cerne | 0 | | | |

On simule un échantillon de 30 plantes stochastiques à 10 et 20 CD de croissance dont on représente 6 simulations aléatoires (figure 11.22).

Seule la tige permet de mesurer les organes individuels organisés en séries simples. On utilise les poids des compartiments des ramifications comme des séries organiques composées, distribuées le long de la tige.

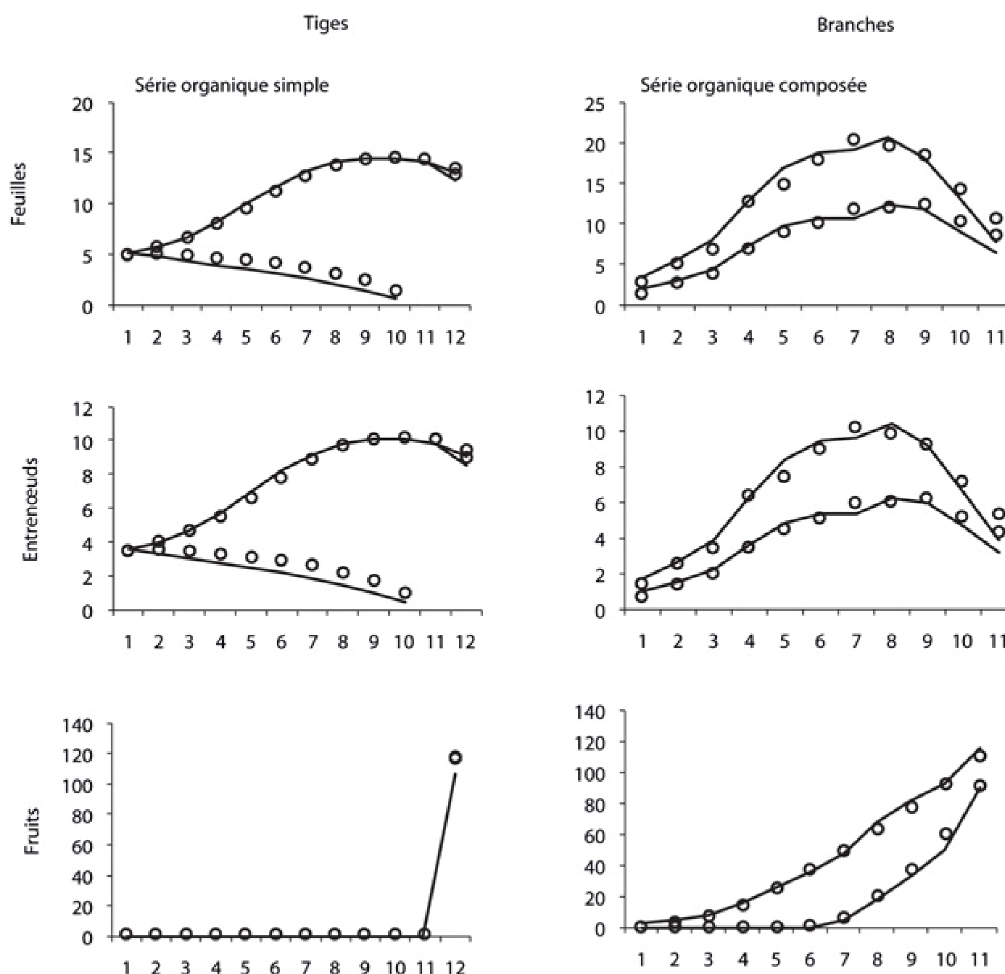



**Figure 11.23.** Les organes de la tige forment une série simple.

Les organes des ramifications qu'on ne peut isoler et qu'on regroupe en compartiments forment des séries composées le long de la tige. On note de bons ajustements multi-stades [10, 20 CD] des moyennes des séries organiques simulées (○) par les séries organiques calculées par le modèle (lignes).

Il y a environ 110 données à ajuster et 10 paramètres à optimiser. Le tableau suivant donne leurs valeurs qui ajustent au mieux les séries organiques représentées (figure 11.23).

Tableau 11.10. Estimation des paramètres en ajustement multi-stades.

| **Paramètres** | $r$ | $Sp$ | $B_{a1}$ | $B_{e1}$ | $B_{f1}$ | $pa_2$ | $p_{e1}$ | $p_{e2}$ | $p_{f1}$ | $p_{f2}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Valeur | 20 | 2000 | 1 | 1 | 1 | 0,7 | 0,7 | 0,35 | 10 | 10 |
| Estimation | 21,8 | 2836 | 1,22 | 1,23 | 1,6 | 0,66 | 0,67 | 0,34 | 14,1 | 15,7 |

Compte tenu de la taille de l'échantillon, l'ordre de grandeur des paramètres est correctement approché. Le puits des entrenœuds d'âge physiologique 2 est bien estimé, malgré le fait que les ramifications soient dans un état d'expansion très varié. L'absence de croissance secondaire permet de retrouver facilement la valeur de ce puits. Le puits des fruits calculé est moins précis. Cela est dû au fait qu'il y a beaucoup moins de fruits et qu'ils sont en position terminale ; leur action est donc de courte durée. Cette approche basée sur les séries organiques

composées semble donc bien adaptée aux herbacées. Elle a été utilisée sur le chrysanthème et le *Spilanthes* (chapitres 12 et 13).

## Cas des plantes à croissance rythmique

C'est le cas général des arbres, de loin, le plus compliqué. L'automate botanique est à double échelle (phytomères et unités de croissance). Il faut d'abord identifier le fonctionnement des méristèmes qui produisent des distributions de phytomères dans les UC selon les âges physiologiques (voir chapitre 2). Ensuite, il faut estimer les rapports de rythme, les processus de Bernoulli et la viabilité qui règlent la production des UC le long des axes. La méthode des cimes répond à cette question.

Dans le cas des arbres tempérés (érable, marronnier, etc.), le fonctionnement des UC est synchrone (au printemps) et monocyclique. La principale source de variabilité architecturale provient des taux de ramification et de mortalité. Avec l'augmentation de l'âge, la mortalité des axes s'installe. Une complication apparaît chez des arbres comme le peuplier dont les UC sont composées de deux parties (préformée et néoformée), elle augmente encore avec l'apparition du polycyclisme chez le pin d'Alep, le noyer... Dans le cas des arbres tropicaux (hévéa), la production des UC est asynchrone sous la dépendance de rapports de rythme, de processus de Bernoulli, ce qui amène l'automate botanique à double échelle à son maximum de complexité. Malgré cela, les paramètres du développement restent identifiables et on peut calculer la structure potentielle, nécessaire à l'estimation des paramètres sources-puits.

Pour tester la méthode inverse sur les plantes rythmiques (arbres), on propose une plante computationnelle dont les données sont les suivantes :

– âge chronologique de 5 ans (ajustement mono-stade) ;
– trois âges physiologiques : la tige, (1) les branches (2), les rameaux (3).
– année composée de 10 CD (9 pour le développement, un pour la pause interannuelle).

### Description botanique des UC produites par l'automate botanique

Chaque phytomère est réduit à un entrenœud et une feuille. Les paramètres du développement vérifient les caractéristiques suivantes :

– les UC sont synchrones et arrêtent toutes leur développement en même temps ;
– les paramètres de Bernoulli des méristèmes sont $b_1 = 0{,}8$, $b_2 = 0{,}8$, $b_3 = 0{,}8$. Les UC ont donc des distributions binomiales de paramètres $B(9,\ 0{,}8)$. Le nombre de ramifications par UC dépend à son tour de ces paramètres selon la loi binomiale $B(2,\ 0{,}8)$. Ces paramètres permettent de calculer la structure potentielle (chapitre 4).

| | **Tige $\varphi 1$** | **Branche $\varphi 2$** | **Rameau $\varphi 3$** |
|---|---|---|---|
| Nbre de phytomères par UC | 9 | 9 | 9 |

On procède à 30 simulations stochastiques de la plante à âge chronologique 50 CD (c'est-à-dire 5 ans). La production du nombre moyen de phytomères et le nombre défini par le calcul à partir des lois sont données par le tableau 11.11.

**Tableau 11.11.** Production des phytomères simulés et calculés par type d'axe à 5 ans.

| **Nombre de phytomères** | **Tige** | **Branches** | **Rameaux** |
|---|---|---|---|
| Simulés | 37 | 125,6 | 211,6 |
| Calculés | 37 | 118,4 | 189,4 |

La simulation et le calcul sont en bon accord.

Il est important de contrôler que les distributions des phytomères par UC simulées soient en bon accord avec la distribution théorique, ici une loi binomiale *B*(9, 0,8) comme on peut le vérifier à titre d'exemple dans les UC de l'année 4 pour les trois âges physiologiques (figure 11.24).

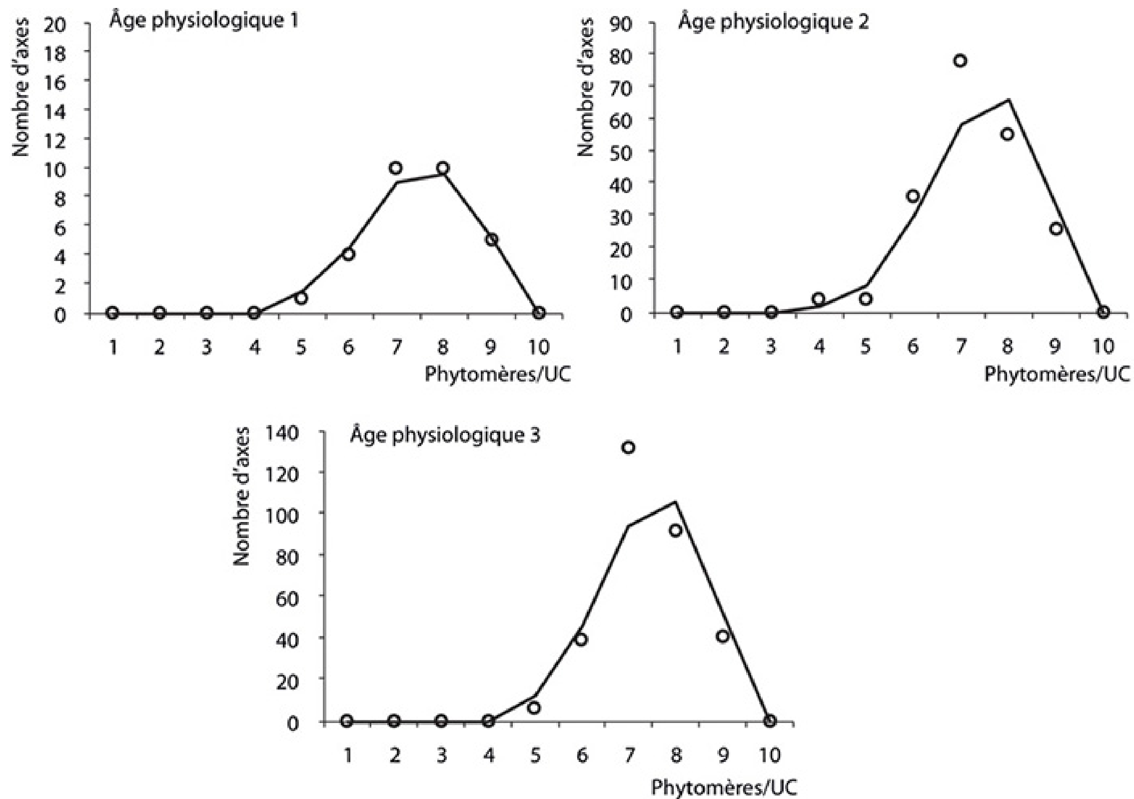



**Figure 11.24.** Distributions issues des simulations du nombre de phytomères par UC à l'année 4 pour les trois âges physiologiques.

Elles s'ajustent bien à la loi binomiale attendue *B*(9, 0,8).

### Paramètres sources-puits (croissance)

La grande différence ici concerne l'évolution de la surface de production *Sp* qui n'est pas limitée. Dans les cas précédents, la relation $Sp = 1/d$ où *d* est la densité de plantation, rend compte de la limite de l'étalement de la surface foliaire à cause de la compétition spatiale. Ici *Sp* est variable. Partant d'une grande valeur initiale car les feuilles ne se recouvrent pas, elle passe par un minimum dû à l'auto-ombrage et recroît indéfiniment en restant proportionnelle à la surface de projection de la couronne feuillue si celle-ci est épaisse. Cette forme en U qui est prévisible a été clairement identifiée chez le teck et l'érable (chapitres 5 et 12). Le but ici est de calculer les paramètres de cette courbe. Une condition nécessaire est que l'indice foliaire (LAI) soit suffisamment fort pour que la forme de *Sp* soit imprimée dans les séries organiques, sinon c'est la croissance libre qui prévaut (chapitre 5). Cette courbe dépend de 4 paramètres (chapitre 6) (*Spmax, Spmin, aSp, bSp*). On fixe ici : $Spmax = 50000$ cm$^2$, $aSp = 1,5$,

*Spmin* = 1000 cm$^2$, *bSp* = 8. Bien qu'on puisse calculer les quatre paramètres par méthode inverse, ici seuls *aSp* et *bSp* sont à calculer. *Spmax* et *Spmin* sont donnés empiriquement.

Dans l'exemple, les temps de fonctionnement et d'expansion sont fixés à $t_a = t_x = 9$ pour les organes du premier phytomère de l'UC. Ces temps diminuent linéairement jusqu'au neuvième CD de façon à ce que toute l'UC s'arrête de fonctionner à la pause terminale (CD 10). Les temps de fonctionnement des phytomères sont tous différents à cause de la cessation d'activité simultanée des organes en fin d'année. L'épaisseur de la feuille est fixée à $\varepsilon = 0{,}02$. Pour simplifier, on donne les mêmes fonctions puits à tous les organes de même type quel que soit l'âge physiologique : $p_a = 1$ pour les feuilles, $p_e = 0{,}5$ pour les entrenœuds, $p_c = 1$ pour les cernes. Les fonctions de variations de puits sont les mêmes pour tous les organes avec les paramètres $B_a = B_e = 1$ (puits constants).

On procède à la simulation de 30 de plantes stochastiques à 5 ans (figures 11.25 et 11.26).

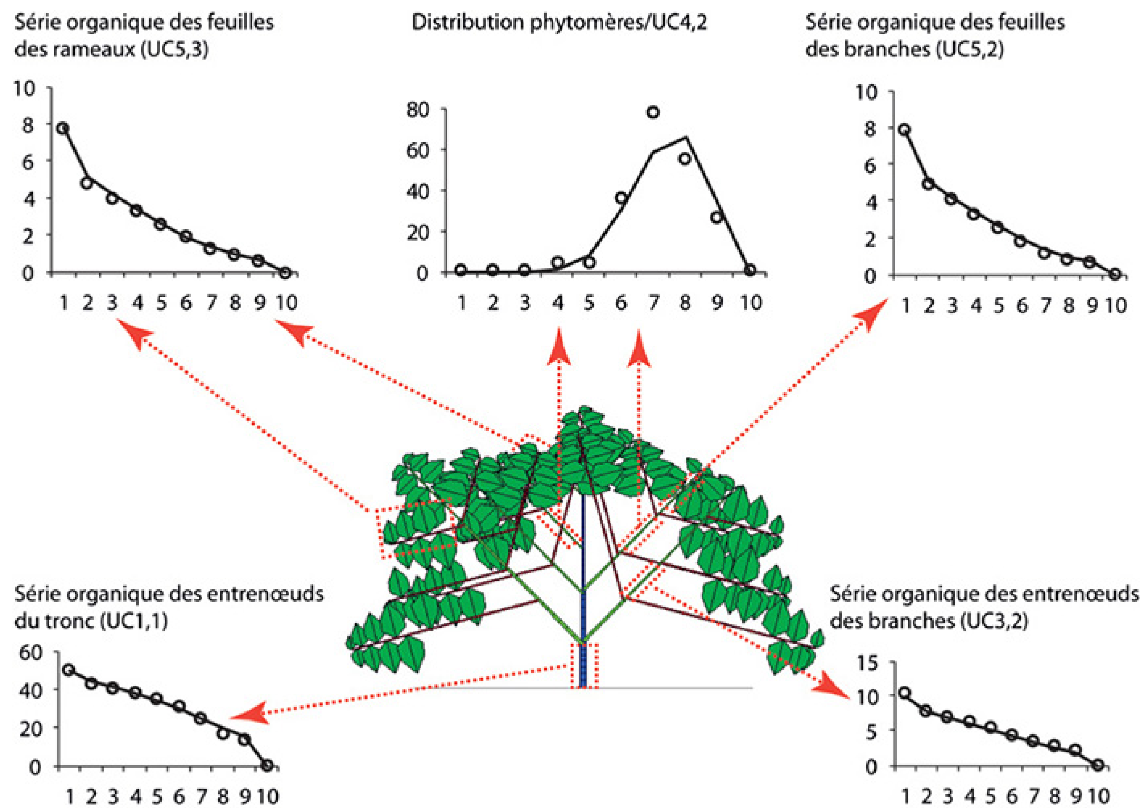



**Figure 11.25.** Une plante parmi les 30 plantes simulées.

Le nombre de phytomères par UC est distribué selon la loi binomiale *B*(9, 0,8), et le nombre de branche par UC selon la loi *B*(2, 0,8). Toutes les UC de mêmes âges chronologique et physiologique partagent les mêmes séries organiques. Les UC simulées et calculées pour un âge chronologique et un âge physiologique donnés, qui sont synchrones, sont bien ajustées.

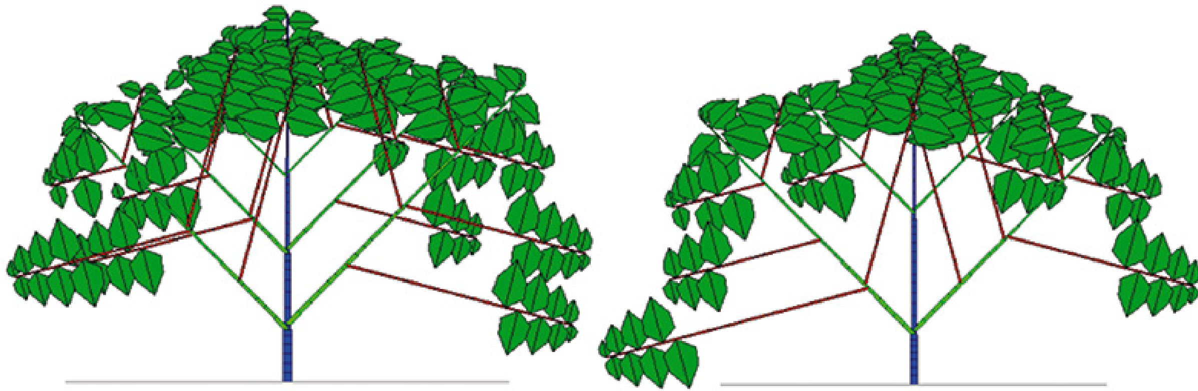


**Figure 11.26.** Deux autres plantes stochastiques extraites des 30 plantes simulées.

La variabilité porte sur les nombres de phytomères et de branches/UC.

Les données de base à ajuster sont les séries organiques simples des feuilles et des entrenœuds des UC pour tous les âges chronologiques de leur création et tous les âges physiologiques. Dans le cas présent, mono-stade, il y a 24 séries organiques simples à ajuster qui contiennent 216 organes en optimisant 7 paramètres. Les séries organiques des UC sont repérées par deux indices. L'un indique l'âge d'apparition de l'UC en années et l'autre l'âge physiologique.

La figure 11.27 représente trois séries organiques simples des UC de la tige parmi les 5 existantes.

La figure 11.28 représente deux séries organiques simples des UC des branches parmi les 4 existantes et une série organique simple des UC des rameaux parmi les 3 existantes. Toutes les séries sont correctement ajustées.

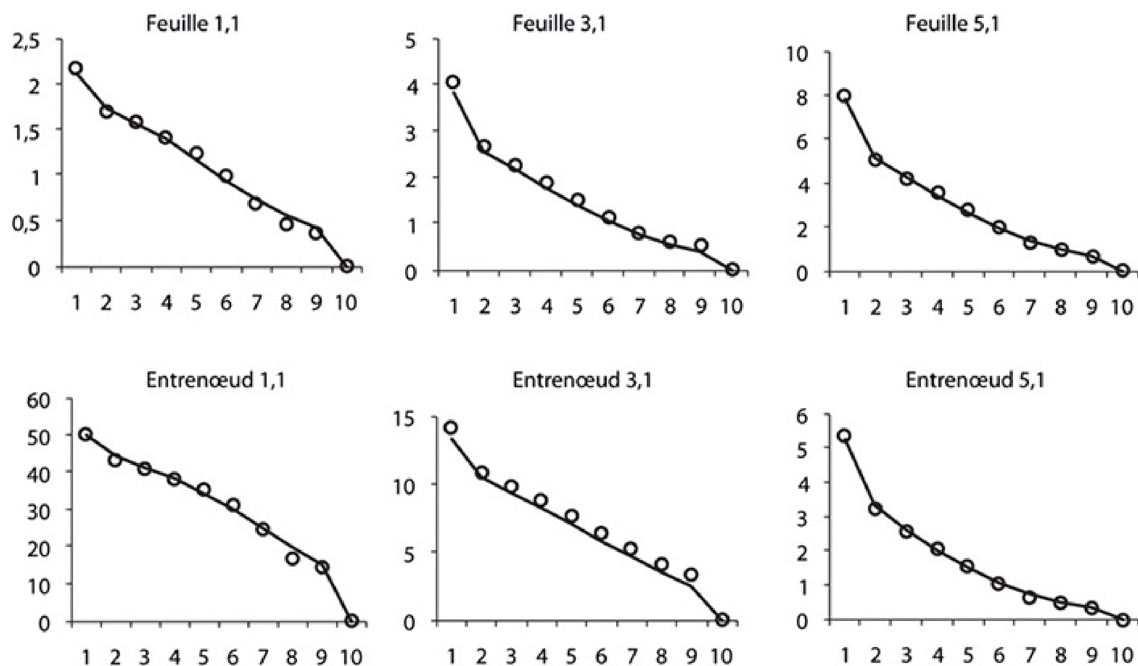



**Figure 11.27.** Ajustement des séries organiques simples des UC.

Feuilles et entrenœuds sur la tige pour les UC apparues à 1, 3 et 5 ans (points : observations, lignes : simulations). On constate que la taille des feuilles augmente et que celle des entrenœuds diminue (à cause de l'effet de la croissance secondaire).

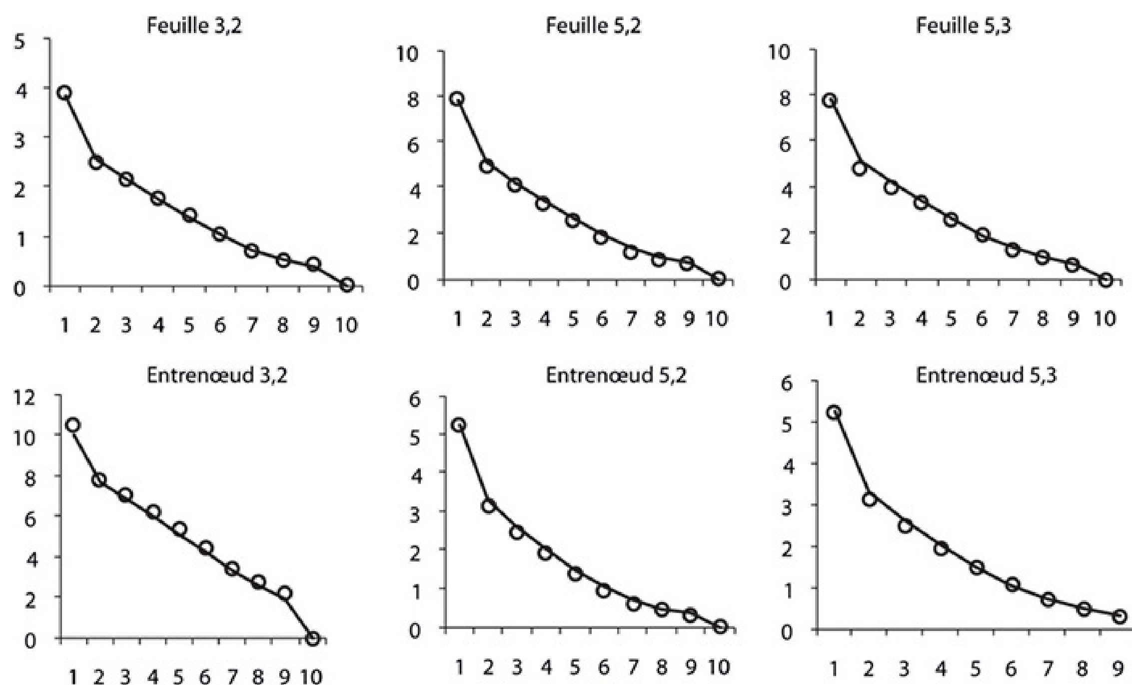



**Figure 11.28.** Ajustement des séries organiques simples des UC.

Feuilles et entrenœuds sur les branches pour les UC apparues à 3 et 5 ans et sur les rameaux à 5 ans (points : observations, lignes : calculs).

Le tableau 11.12 compare les valeurs des paramètres sources-puits avec les valeurs estimées par les MCP.

**Tableau 11.12.** Paramètres sources-puits

| **Paramètres** | $r$ | $B_{a1}$ | $B_{a2}$ | $p_c$ | *aSp* | *bSp* | $p_e$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Valeur | 40 | 1 | 1 | 1 | 1,45 | 8 | 0,5 |
| Estimation | 40,3 | 1,04 | 1,06 | 0,91 | 1,48 | 7,8 | 0,54 |

Les valeurs sont proches, en particulier les coefficients de forme de la fonction *Sp* sont bien estimés. Son évolution est décrite par la figure 11.29a. L'évolution du LAI est donnée en figure 11.29b.

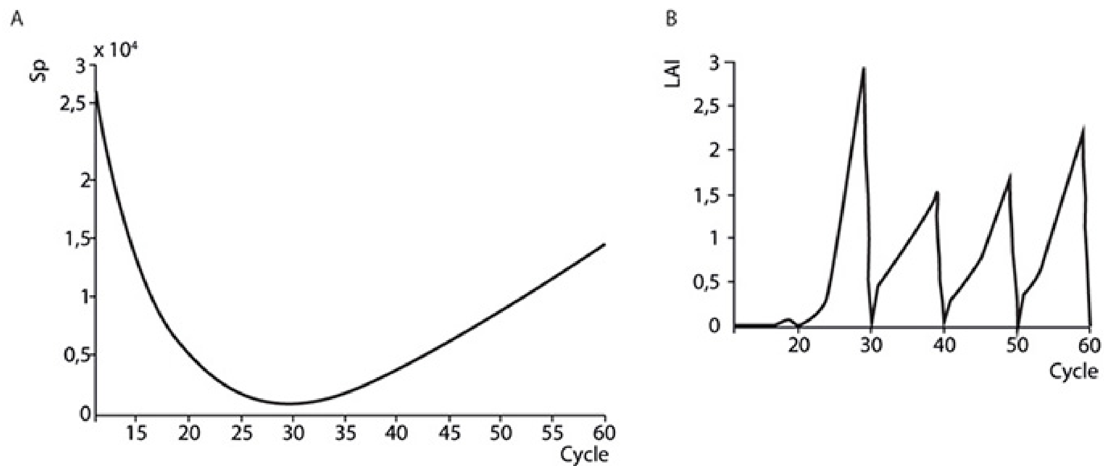



**Figure 11.29.** Évolution de la surface de projection et du LAI.

**a** : évolution de la surface de projection *Sp* pendant la croissance. **b** : évolution du LAI par plante. La première année, le LAI est très faible et la plante est en croissance libre. À partir de la deuxième année, le *Sp* limite la production.

Mais l'affichage des résultats devient rapidement volumineux à cause des combinaisons entre les âges chronologiques et physiologiques des UC. Il devient rédhibitoire de travailler au niveau des phytomères qui deviennent trop nombreux à mesurer. On peut alors recourir aux séries organiques composées qui cumulent le poids des organes dans les UC. Les fonctions de variation des puits sont calculées d'abord sur les stades jeunes, en utilisant les séries organiques simples. Elles sont ensuite supposées rester les mêmes pour les stades ultérieurs et seules les forces de puits sont calculées en utilisant les séries organiques composées des UC (chapitre 11 avec l'exemple du teck). L'ajustement des séries organiques composées est satisfaisant et les paramètres sources-puits sont bien recalculés (figure 11.30).

Le plus fréquemment, les feuilles et les fruits ne sont mesurables que sur les UC terminales des axes en cours de croissance car ces organes ne durent qu'une année et se trouvent donc en fort déficit en nombre par rapport aux entrenœuds. L'analyse multi-stades permet de compenser cette perte d'information.

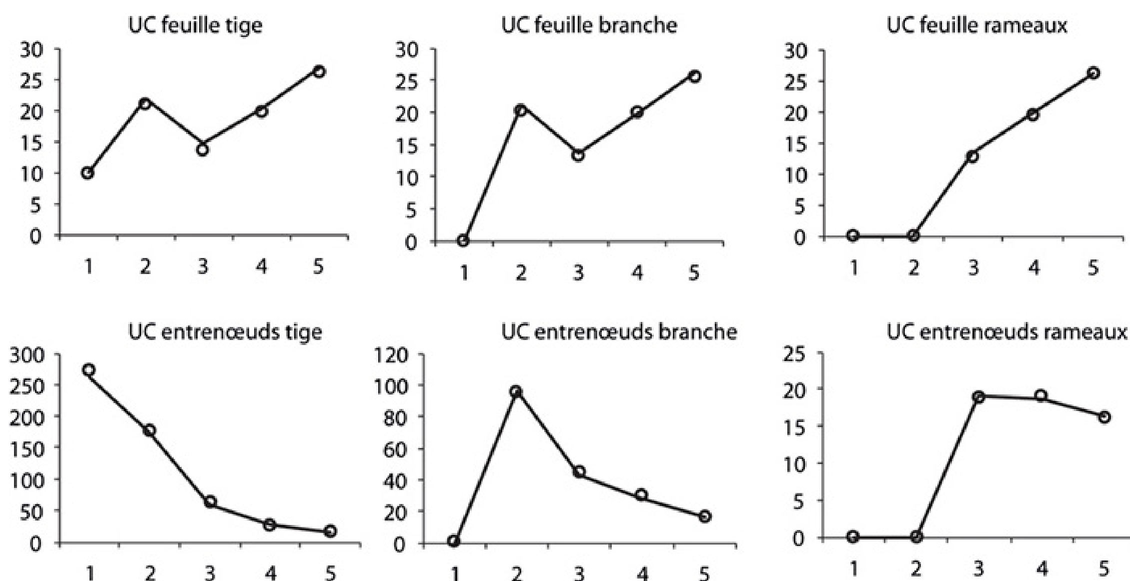



**Figure 11.30.** Ajustement des séries organiques composées (à base d'UC) de la plante computationnelle (observés : points et simulés : lignes).

Les organes étant identiques les séries de mêmes âges chronologique et physiologique sont les mêmes pour les feuilles des tiges branches et rameaux à partir des apex. Pour les entrenœuds elles changent à cause de la croissance secondaire et de la loi de Pressler.

## Simplification des mesures

Pour utiliser le modèle GreenLab le plus efficacement possible diverses simplifications sont possibles.

L'écophysiologie mesure ordinairement les poids secs des organes. On peut ainsi conserver les organes intacts, mais cela nécessite l'usage d'un dessiccateur et de nombreuses manipulations. On peut opérer aussi en poids frais, mais il faut faire les mesures rapidement avant que le desséchement d'organes comme celui des feuilles devienne non négligeable.

Les allométries sont un recours efficace, pour travailler en mode non destructif. On établit la relation (longueur × largeur) des feuilles en fonction de la surface, et pour les entrenœuds les relations (longueur × diamètre) en fonction de leur poids qui est relié au volume par la densité. La relation poids sec *versus* poids frais fournit encore une autre allométrie. Les allométries étant établies, de simples mesures *in situ* de dimensions sur les organes des axes permettent d'estimer les poids frais ou les poids secs des séries organiques ou composées, et finalement de calculer les paramètres du modèle à partir des mesures transformées. Bien que moins précis que la pesée directe, l'usage des dimensions a le gros avantage d'être effectué sur la plante *in situ*, de n'être pas destructif et donc de ne nécessiter aucun prélèvement. Les séries organiques, une fois identifiées, peuvent être relevées sur l'arbre selon le choix de l'utilisateur. Dans le cas le plus simple, un ajustement mono-stade donnera les valeurs des paramètres sources-puits sans l'assurance de leur stabilité pendant la croissance. Une méthode mixte utilise un ajustement multi-stades sur les compartiments couplé avec un seul ajustement mono-stade sur les séries organiques pour un âge choisi par l'utilisateur. Les compartiments donnent les valeurs des paramètres *r, Sp* et les forces de puits pendant la croissance, et les séries donnent

les variations de puits. Il est inutile de relever tous les rangs des unités de croissance sur les axes ni tous les phytomères dans une UC, un relevé ciblé sur certains rangs, par exemple, peut se révéler suffisant pour une précision visée.

Dans tous les cas, une simulation sur un prototype de plante computationnelle dont la structure potentielle est similaire à la plante étudiée permet la mise au point de la méthode d'échantillonnage qui permet de recalculer convenablement les paramètres de la plante. On peut estimer simultanément les valeurs d'une quinzaine de paramètres. Sur les plantes computationnelles stochastiques, les moindres carrés convergent facilement et rapidement vers une solution unique (on ne trouve jamais plusieurs minima locaux). La précision sur ces paramètres est du ressort de l'analyse statistique, et hors du champ de la modélisation sensu stricto, dont le but premier est une reconstruction des séries organiques calculées, conforme à leurs homologues simulées. Toutefois, les paramètres de la loi bêta $B_{o1}$ et $B_{o2}$ qui contrôlent la variation des puits posent une difficulté. Quand la plante est stochastique on ne peut pas la plupart du temps les estimer ensemble. C'est le rapport $B_{o1} / (B_{o1} + B_{o2})$ qui assure la qualité des ajustements. Si on fixe $B_{o2}$, $B_{o1}$ est estimé facilement.

## ⏩ À retenir

Les méthodes inverses sur les plantes comprennent deux parties. La première est l'analyse des données architecturales, destinées à être ajustées par le modèle et qui font l'objet d'un traitement préparatoire spécifique. Les cimes et les séries organiques sont des choix adaptés grâce à la facilité de leur mise en œuvre dans le contexte stochastique de l'architecture des plantes. La deuxième est la sélection des algorithmes pour l'estimation des paramètres. Dans ce chapitre, on utilise la méthode des moindres carrés pondérés. Ce n'est pas la seule, mais c'est un bon point de vue. Ne sont pas traités les importants problèmes de taille des échantillons, de précision et de sensibilité sur les paramètres. Ils sortent du cadre de ce chapitre et font l'objet de recherche spécialisée en statistique, notamment dans l'équipe Digiplante de l'École centrale de Paris (devenue Centrale Supelec). L'usage de la simulation des plantes computationnelles a été déterminant dans la mise au point de la méthode inverse. Les plantes computationnelles constituent un terrain d'entrainement indispensable avant de se confronter aux « vraies » plantes. Elles permettent aussi de mettre au point des stratégies de mesures liées aux modèles architecturaux.

On verra dans les chapitres 12 et 13 que le modèle GreenLab s'est révélé bien adapté aux « vraies » plantes. Les paramètres sources-puits estimés par la méthode inverse en ajustent correctement les cibles extraites des plantes cultivées.

# Partie 3

## Applications du modèle GreenLab aux plantes cultivées

# Chapitre 12

# Validation du modèle GreenLab sur les plantes cultivées

BaoGui Zhang, Guo Yan, Ep Heuvelink, Hervé Rey, Philippe de Reffye

Stéphane Chemouny, ZhiGang Zhan, Paul-Henry Cournède, MengZhen Kang, Michel Cognée, Sélastique Akaffou, Jun Diao, Thomas Mangenet, Évelyne Costes, Béatrice Wenden, Hervé Rey, YunTao Ma, BangYou Zeng, Dong Li, Marie-Élodie Vavitsara, Olivier Taugourdeau, Tondjo Kodjo ont contribué à ce chapitre.

Les chapitres précédents (5, 6, 7 et 8) présentent les équations de la croissance des plantes du modèle GreenLab. Ce chapitre confronte le modèle à la réalité des plantes cultivées, en utilisant les méthodes inverses pour estimer les paramètres sur les cimes et les séries organiques (chapitre 11).

Pour valider le modèle, des expérimentations agronomiques ont été réalisées en France, en Chine, aux Pays-Bas, dans des champs ou des serres, sur diverses plantes cultivées avec un environnement non limitant (eau, lumière, etc.). Les dispositifs agronomiques expérimentaux offrent aux plantes cultivées un environnement homogène ; chaque plante clone ou variété peut y être considérée comme une répétition d'un même processus de développement et de croissance. Les mesures accumulées, obtenues sur l'architecture des plantes cultivées constituent une importante base de données dont l'obtention a été longue et difficile à réaliser. Elle ne peut se constituer, qu'à partir de sujets de masters, de thèses, ou de projets de recherche financés. Elle suppose un partenariat avec des instituts agronomiques intéressés par le sujet et qui fournissent le matériel végétal avec l'appui logistique nécessaire. Un tel appui a été fourni sur les plantes tropicales par le Cirad et ses instituts d'origine. Sur les plantes tempérées, le

modèle a bénéficié du soutien, en France, des instituts de recherche (Inra, IRD, Irstea (ex-Cemagref), CTIFL, IDF, ITL), en Chine, de l'université d'Agriculture de Chine (CAU), de la Chinese Academy of Forestry (CAF) et enfin, aux Pays-Bas, de l'université de Wageningen. Cette base de données est une référence précieuse car si les modèles peuvent évoluer ou changer, ils devront toujours être confrontés à la réalité des données issues des expérimentations agronomiques.

Ce chapitre porte sur l'adaptation du modèle à la réalité des plantes cultivées (herbacées, arbustes et arbres). Cette adaptation peut s'apprécier sous la forme de graphiques dans lesquels les mesures sur les plantes (les cimes et les séries organiques) sont ajustées par les expressions mathématiques correspondantes du modèle. Elle peut aussi être appréciée à partir de simulations de structures à deux dimensions (2D, représentations planaires) qui affichent le bon nombre d'organes avec leurs volumes, ou d'architectures à trois dimensions (3D) qui s'efforcent de représenter, d'une façon réaliste, le résultat de la dynamique de la croissance provenant des relations sources-puits.

La mise au point du modèle est réalisée avec des plantes cultivées en conditions non limitantes, l'effet des stress ne peut être évalué que par rapport à la normalité. L'âge de la plante ne correspond plus à une durée calendaire *sensu stricto*, mais à un nombre cumulé de cycles de développement qui sont les étapes de construction de son architecture. En conditions non limitantes, l'efficience climatique $E(t)$ qui représente la radiation reçue par cycle varie peu autour d'une moyenne d'un cycle à l'autre. Les variations à l'intérieur d'un cycle sont évidemment invisibles pour le modèle, mais celles d'un cycle à l'autre peuvent l'être également car tamponnées sur la durée d'expansion des organes. Dans ce chapitre, la valeur de $E(t)$ est normalisée à 1 et, dans ce cas, le paramètre $r$ n'est plus qu'un simple coefficient de calibration, sans signification écophysiologique, sans que cela change qualitativement ou quantitativement la production et la répartition de la biomasse au cours des cycles. Les relations sources-puits ne sont pas modifiées. L'étude de la croissance et de l'architecture des plantes gagne ainsi une certaine autonomie vis à vis de l'écophysiologie. La liaison du modèle l'environnement fera l'objet du chapitre 13. Les conditions culturales des expérimentations sont disponibles, avec les résultats présentés sur les plantes étudiées dans les publications.

## ⏵⏵ Considérations sur l'estimation des paramètres du modèle

Les chapitres 5 à 8 définissent les paramètres fonctionnels des organes qui permettent au modèle GreenLab de simuler la croissance. Il s'agit ici de les identifier sur les plantes cultivées à partir des méthodes inverses développées sur les plantes computationnelles au chapitre 11. Certains paramètres, comme les temps de fonctionnement et d'expansion des organes, les allométries, sont directement accessibles aux mesures sur la plante. D'autres paramètres sont dit cachés comme les puits et leurs variations. Il faut les estimer par un calcul optimisé en les extrayant du jeu de données fournies par les séries organiques (chapitres 5 et 6). Dans certains cas particuliers, le modèle montre qu'on peut tout de même les estimer directement. Ainsi, la comparaison entre les valeurs des paramètres mesurés et calculés constitue une validation de la méthode. C'est en particulier le cas de la surface de production *Sp* ou des fonctions puits relatives aux fruits dont les valeurs mesurées ou calculées sont proches.

Certains paramètres sont difficiles à estimer à cause d'un manque de sensibilité dans l'ajustement des séries organiques. Par exemple, les temps de fonctionnement des feuilles sont difficiles à établir précisément. On est certain que le jaunissement traduit la fin de la photosynthèse, mais celle-ci doit diminuer graduellement. L'effet d'un ralentissement progressif de la photosynthèse est de second ordre sur la qualité d'ajustement du modèle par rapport à un arrêt fixe déterminé en moyenne. Une variation du temps de fonctionnement est fortement compensée par une variation dans le même sens du paramètre *r* quand on calibre le modèle.

De même, sur les plantes cultivées, on constate que les temps d'expansion des organes varient en augmentant à partir de la base de la tige, pour finir par se stabiliser. Ceci est d'une grande importance pour la qualité de la calibration. Cette variation se mesure facilement, mais elle exige un suivi de croissance fastidieux. Il est cependant plus facile de l'estimer en optimisant l'ajustement des données par méthode inverse.

Les réserves *Q*0 de la graine sont identifiables à partir des données, mais seulement dans les stades juvéniles (chapitre 5). L'information est perdue au bout d'un certain nombre de cycles de croissance. On est obligé d'initier

la croissance en donnant une valeur empirique $Q0$ à la graine dans des limites raisonnables.

Enfin, les paramètres $Bo_1$ et $Bo_2$ des fonctions de variation de puits (loi bêta) ne peuvent pas généralement être estimés ensembles, sauf dans des cas particuliers (arabette, maïs, etc.). Dans la plupart des cas un seul paramètre à optimiser suffit pour obtenir un ajustement correct, et on donne une valeur empirique à l'autre. Ces lois, qui sondent les valeurs numériques prisent par les puits au cours de l'expansion des organes, sont pratiques ; on peut leur substituer d'autres formulations comme la loi de Gompertz.

## ⏩ Mise en œuvre des méthodes inverses sur les plantes cultivées

Le principe de l'estimation des paramètres sources-puits, effectué sur des plantes computationnelles, a été présenté au chapitre 11 ; il constitue l'étape préparatoire indispensable pour aborder la réalité des plantes cultivées. On réplique ici exactement les mêmes méthodes de mesures et de préparation des données en les adaptant à chaque plante particulière.

Dans un premier temps, le calcul des paramètres du fonctionnement des méristèmes est réalisé. Dans le cas du développement déterministe, une seule plante suffit. Dans le cas du développement stochastique, il faut travailler sur une collection de plantes, en veillant que toutes les plantes aient le même âge chronologique. La méthode des cimes permet de calculer les processus de Bernoulli, les taux de ramification et de mortalité liés aux types de méristèmes. À ce stade, le développement de la plante est connu. Notons qu'un relevé des dimensions et des formes des organes permet de simuler l'architecture de la plante d'une façon réaliste sans passer par les relations sources-puits (chapitre 3).

Dans un deuxième temps, on estime les paramètres du fonctionnement des organes. Les temps de fonctionnement s'observent directement sur l'architecture en notant l'apparition de la sénescence selon le rang de l'organe sur l'axe. Les allométries sur les dimensions des feuilles, des entrenœuds et des fruits, selon les âges physiologiques, se mesurent directement sur des jeunes organes en expansion. Un masque est

éventuellement constitué pour préciser l'emplacement des fruits ou des branches (chapitre 11). On établit ensuite un échantillonnage des séries organiques prélevées sur les plantes pour mesurer le poids des organes, soit d'une façon destructive, soit non destructive en se servant des allométries dimensions et poids. Ainsi, le poids de l'entrenœud peut être déduit de sa longueur et de sa section, le poids de la feuille, de sa surface, etc… Le développement (le fonctionnement des méristèmes) étant connu, ces séries sont ajustées par le modèle de façon à estimer les paramètres du fonctionnement, qui sont cachés (l'efficience climatique 1/*r*, la surface de production *Sp*, et les fonctions puits). Les premiers ajustements ont été réalisés sur des plantes à développement déterministe. En 1998, Chemouny (De Reffye *et al.*, 1999) a calculé les paramètres sources-puits d'un cotonnier taillé en utilisant la méthode du recuit simulé. ZhiGang Zhang a développé, en 2002, le logiciel Cornerfit, adapté aux plantes cultivées monocaules comme la betterave, le tournesol, le maïs, etc., qui utilise la méthode des moindres carrés pondérés (MCP).

Ce logiciel a permis les premières validations du modèle GreenLab (chapitre 11). (Kang *et al.*, 2004), Paul-Henry Cournède a ensuite développé le logiciel Digiplante puis il a coordonné le développement de son successeur Pygmalion (2013). Ces outils permettent d'appliquer la méthode des masques sur des plantes ramifiées à développement déterministe, ou des plantes simplifiées (comme le maïs, le concombre, le poivron, le riz, le pin,…) toujours avec les MCP.

Ce logiciel a permis de montrer la grande généricité du modèle GreenLab. MengZhen Kang a développé parallèlement le logiciel GreenScilab qui, le premier, met en œuvre les équations de retard à l'expansion des inflorescences des plantes acropétales en rosette (chrysanthème), en utilisant les séries organiques composées (Kang *et al.*, 2006).

L'intégration du développement stochastique dans la formulation des relations sources-puits a pris plus de temps. La notion de structure potentielle permet d'ajuster les séries organiques mesurées au modèle (chapitres 4 et 6). Enfin, le haut degré de factorisation des structures végétales permet de s'affranchir de la structure topologique (mode liste) de la plante et de travailler en mode matrice. Celui-ci conserve les notions de cohortes et de séries organiques en décomposant la plante en « pièces détachées », dont les détails (les organes) sont connus et l'ensemble

(l'architecture) reste inconnu. Dans ce mode, les temps de calculs ne dépendent pas du nombre d'organes, mais seulement de l'âge de la plante. Cela permet de rendre accessibles la modélisation et l'application des méthodes inverses sur les arbres. En 2009, Philippe de Reffye a développé le logiciel Gloups (De Reffye *et al.*, 2013), pour calibrer selon le modèle GreenLab l'ensemble des architectures végétales déterministes ou stochastiques dans leur variabilité phénotypique. Ce travail reste limité aux plantes cultivées dans des expérimentations agronomiques contrôlées où la densité est homogène et où chaque plante peut être considérée comme une réalisation d'un même processus de croissance.

## ⏵⏵ Applications de l'analyse des cimes sur les plantes cultivées

Mesurer les plantes pour en modéliser le développement ne nécessite aucun matériel particulier puisqu'il s'agit de simples comptages de phytomères sur les axes. Les méthodes et les notations sur les cimes, les constructions des cibles sont celles définies au chapitre 11 et mises au point sur des plantes computationnelles. Le logiciel Gloups donne les valeurs des paramètres du fonctionnement des méristèmes calculées à partir des cibles constituées. Le premier résultat de l'analyse des cimes est de donner les paramètres de Bernoulli $b_1$, $b_2$ et du rapport de rythme $w$ du fonctionnement des méristèmes de la tige et des branches. On compte les nombres de phytomères portés par les branches situées au rang $K$ sous le sommet des tiges. Suivant le type de plantes, il y a une ou deux branches possibles par nœud ce qui permet de définir les couples de branches. Ensuite, on estime les taux de ramification et de mortalité.

On rappelle ci-dessous les formules des cimes (chapitre 11) qui donnent les paramètres $b_1$, $b_2$ et $w$ du fonctionnement du méristème principal et celui des méristèmes d'un couple de branches adjacentes séparées de $L$ phytomères au rang $K$ sous le sommet : $X_k$ étant le nombre de phytomères d'une branche vivante, $V_k$ et $v_k$ les variances inter et intra-tiges :

$$1 - b_2 = \frac{1}{X_K} \cdot \left( v_K - \frac{L}{2} \cdot \left( \frac{V_K}{K} + L \cdot \left( \frac{X_K}{K} \right)^2 \right) \right)$$

$$1 - b_1 = \frac{1}{{X_K}^2} \cdot \left( K \cdot \left( V_K - v_K + \frac{1}{2} \cdot \left( \frac{L \cdot X_K}{K} \right)^2 \right) + \frac{L \cdot V_K}{2} \right) \quad (1)$$

$$w = \frac{b_1}{b_2} \cdot \frac{X_K}{K}$$

## Analyse des cimes simples

Les cimes simples sont produites par les plantes à développement continu. Les méristèmes primaires et secondaires produisent des phytomères dont l'expansion est immédiate.

### Cas du cotonnier

Cette étude a été conduite par Michel Cognée du Cirad. Le cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.) est cultivé comme une plante annuelle, les méristèmes ont un fonctionnement stochastique et les branches sont sans mortalité (De Reffye *et al.*, 1988). Chaque entrenœud de la tige porte une branche fructifère à développement sympodial. Les couples sont formés par deux branches adjacentes donc portées par deux entrenœuds consécutifs ($L$ = 1 dans les formules 1) sur la tige. Les nombres de phytomères des branches sont relevés à tous les rangs sur la tige. Cinquante cimes de cotonniers ont été analysées. À titre d'exemple, on montre dans le tableau 12.1, les nombres de phytomères des branches situées aux rangs 10 et 11 :

**Tableau 12.1.** Variabilité du nombre d'entrenœuds des branches situées aux rangs 10 et 11 sous le sommet de la tige, pour 50 cotonniers.

| **Plante** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **10** | **11** | **12** | **13** | **14** | **15** | **16** | **17** | **18** | **19** | **20** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Rang10 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 3 |
| Rang11 | 4 | 4 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 4 | 1 | 3 |
| Plante | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 |
| Rang10 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 2 | 2 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 |
| Rang11 | 4 | 3 | 3 | 4 | 2 | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 5 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 |

On calcule les statistiques à la position $K$ = 10 pour les 50 cotonniers pour la moyenne, $X_{10}$, la variance inter-tige $V_{10}$ et la variance par couple $v_{10}$ dont on détaille ici les opérations pratiques.

$$\overline{X}_{10} = \frac{3+3+4...}{50} = 3{,}18$$

$$V_{10} = \frac{3^2+3^2+4^2+...-50\cdot(3{,}18)^2}{50-1} = 0{,}395$$

$$v_{10} = \frac{\frac{(3-4)^2}{2}+\frac{(3-4)^2}{2}+\frac{(4-3)^2}{2}+...}{50} = 0{,}320$$

**Tableau 12.2.** Valeurs des paramètres de la cime du cotonnier à différentes positions.

| **Position (*k*)** | ***b*₁ (tige)** | ***b*₂ (rameau)** | ***w* (rythme)** |
|---|---|---|---|
| 6 | 0,93 | 0,82 | 0,28 |
| 7 | 0,69 | 0,89 | 0,22 |
| 8 | 0,68 | 0,88 | 0,22 |
| 9 | 0,72 | 0,90 | 0,25 |
| 10 | 0,86 | 0,92 | 0,29 |
| 11 | 0,93 | 0,88 | 0,34 |
| 12 | 0,72 | 0,91 | 0,26 |
| Moyenne | 0,78 | 0,88 | 0,27 |
| Écart type (moyenne) | 0,04 | 0,01 | 0,02 |

La variance intra-cimes (obtenue à partir des rameaux adjacents) est inférieure à la variance inter-cimes. On peut appliquer la méthode sur tous les rangs que l'on mesure de la position 6 à la position 12. En utilisant les formules des cimes, on obtient le tableau 12.2. Chacune des positions donne une estimation des paramètres $b_1$, $b_2$ et $w$. La moyenne des estimations donne les valeurs moyennes pour les trois paramètres.

On constate que le paramètre $b_1$ de la tige est connu avec une précision moindre que le paramètre $b_2$ des branches, car le nombre de tiges est inférieur à celles-ci. L'estimation de $b_1$ avait été obtenue d'une autre manière au chapitre 2 et utilisait le suivi de croissance. Les deux voies donnent des résultats proches, ce qui valide la méthode. Le rythme du développement des branches de cette variété est environ quatre fois

moindre que celui de la tige. Des simulations de cime de cotonnier sont reproduites en figure 12.1.

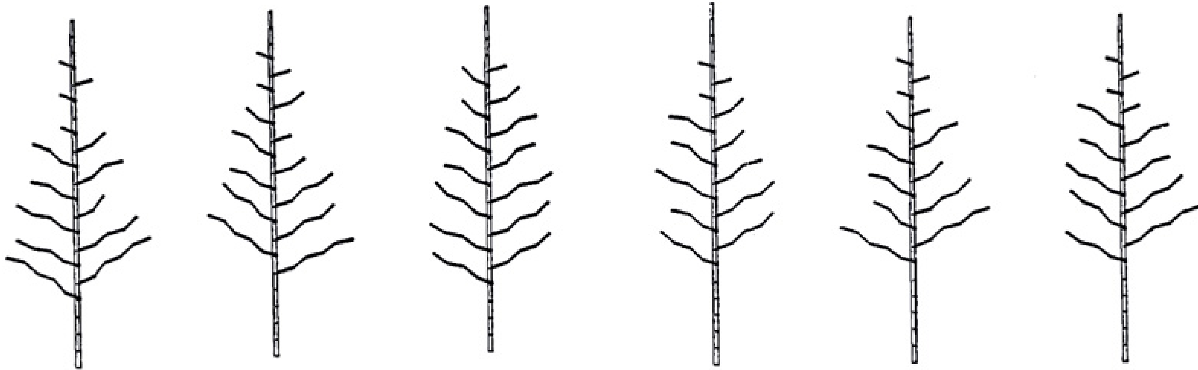


**Figure 12.1.** Six simulations stochastiques de cimes de cotonniers (logiciels Amap).

Cette étude sur le cotonnier valide le modèle de développement continu d'une plante ramifiée basé sur un automate botanique simple et exposé au chapitre 3.

## Cas du caféier

L'analyse des cimes a été mise au point sur les caféiers par Philippe de Reffye (1981). Les caféiers portent deux branches plagiotropes sur les phytomères de la tige orthotrope. On pose donc $L = 0$ dans les formules (1).

Le taux de mortalité des méristèmes des axillaires est une composante essentielle du développement de l'architecture des arbustes et des arbres. Les branches meurent après une durée de vie variable et s'élaguent sur le tronc à partir de la base. La mortalité comme le taux de ramification entrent dans la formulation de la demande de la plante. Dans GreenLab, elle est modélisée par la viabilité des méristèmes (chapitre 2). Celle-ci permet de créer simultanément les distributions en nombre de phytomères des branches vivantes et mortes à un âge chronologique donné. La viabilité est la probabilité de survie d'un méristème en fonction de son âge en cycles.

En général, on observe du haut de la tige vers la base que le taux de branches mortes$Ft$ évolue selon une forme sigmoïde en fonction du temps. Il est lié à la viabilité $c_t$ selon la formule (chapitre 2) :

$$c_1 = 1 - Ft\,(0)$$
$$c_t = \frac{1-F(t-1)}{1-Ft(t-2)} \quad (2)$$

L'observation du taux de mortalité des branches permet de remonter à la viabilité des méristèmes. On choisit empiriquement une loi bêta pour décrire *Ft*.

$$Ft\,(t) = \frac{\sum_{i=1}^{t} \left(\frac{i}{T}\right)^{BFa} \cdot \left(1-\frac{i}{T}\right)^{BFb}}{\sum_{i=1}^{T} \left(\frac{i}{T}\right)^{BFa} \cdot \left(1-\frac{i}{T}\right)^{BFb}} \quad (3)$$

Le caféier est une plante idéale pour observer les manifestations de la mortalité dans le développement. Dans cet exemple, douze cimes d'un caféier, *Coffea canephora*, de 3 ans ont été détaillées pour l'état de leur ramification. On peut visualiser 3 cimes relevées dans cette collection en figure 12.2.



**Figure 12.2.** Trois cimes observées de *Coffea canephora* (données S. Akaffou, Côte d'Ivoire).

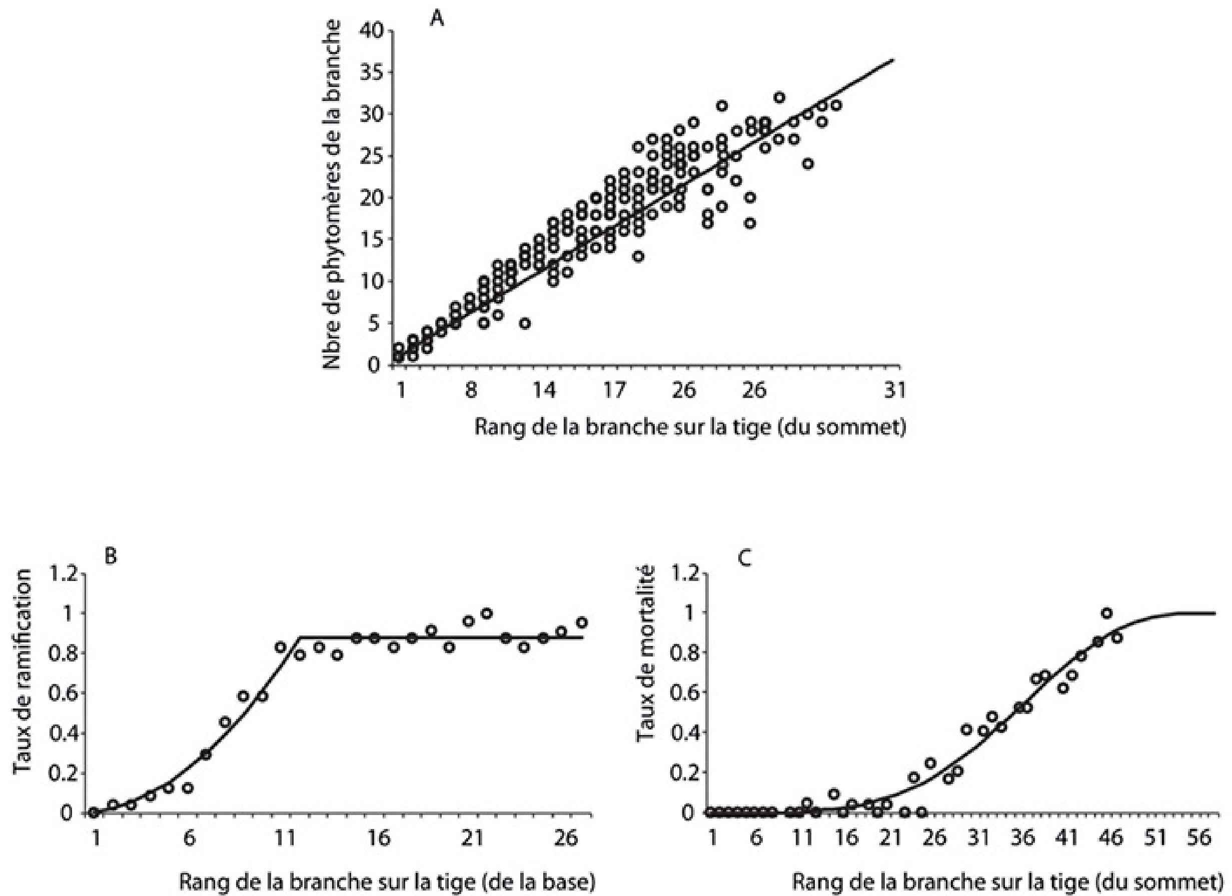



**Figure 12.3.** Caractéristiques du fonctionnement stochastique (développement, mortalité) de la cime d'un *Coffea canephora* (ensemble de 12 cimes d'après S. Akaffou, Côte d'Ivoire).

Données observées (○), ajustées par le modèle stochastique (lignes). **a** : variabilité du nombre de phytomères des branches en fonction du rang sous le sommet de la tige. L'équation de la droite qui ajuste les points est $y = (w \cdot b_2 / b_1)x$ ; **b** : évolution du taux de ramification à partir de la base de la tige. Celui-ci se stabilise au rang 12 ; **c** : évolution du taux de mortalité des branches du sommet vers la base de la cime.

La variabilité du nombre de phytomères par branche en fonction du rang sous le sommet de la tige est affichée en figure 12.3a. Les formules des cimes donnent les valeurs des paramètres du fonctionnement des méristèmes : $b_1 = 0{,}85$ ; $b_2 = 0{,}79$ ; $w = 1{,}1$. Sur ce clone, l'amortissement du développement des rameaux plagiotropes n'est pas apparent (chapitre 2). L'évolution du taux de ramification en partant de la base de la tige est affichée en figure 12.3b.

La formule suivante ajuste les données et donne le taux de ramification $a_i$ selon le rang $i$ à partir de la base (chapitre 2) :

$a_i = a_0 \cdot \left(\frac{i}{12}\right)^{aA}$ avec $a_0 = 0{,}88$ et

$aA = 2$ si $i <= 12$ et $a_i = a_0$ si $i > 12$

Au début le taux de ramification croît de façon parabolique puis se stabilise à la valeur $a_0$ après le douzième phytomère.

L'évolution de la mortalité de forme sigmoïdale est donnée par les paramètres de la loi bêta : *T* = 60, *BFa* = 5,45, *BFb* = 3,58 qui ajustent les observations effectuées sur les tiges pour l'évolution du taux de mortalité des branches du haut en bas des tiges (figure 12.3c). On remarque l'adéquation entre les données observées et celles calculées par le modèle.

**Remarque sur le développement du caféier**

Il faut 6 paramètres pour modéliser le développement stochastique des cimes estimé par méthode inverse. Le caféier correspond au prototype des plantes computationnelles avec mortalité (chapitre 6). Ces paramètres caractérisent le fonctionnement de la cime et la production des phytomères.

## Cas de l'eucalyptus

Cette étude a été menée avec le concours de Jun Diao (CAF). L'eucalyptus est un arbre dont la croissance, continue, porte ou non une branche par phytomère. L'analyse du développement de la cime a été publiée dans (Diao *et al.*, 2012). La distribution du nombre de phytomères par branches en fonction du rang sous le sommet est affichée en figure 12.4.

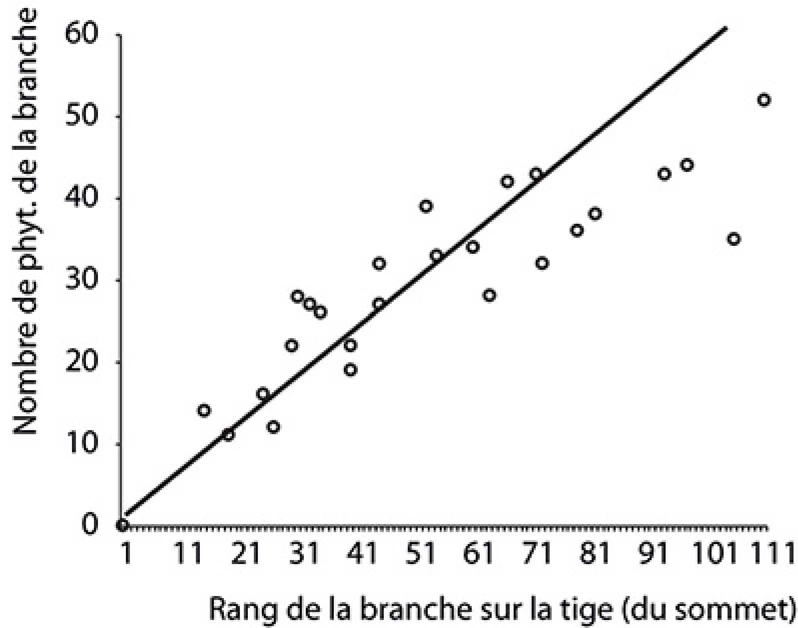



**Figure 12.4.** Relation entre le rang de la branche sur la cime et son nombre de phytomères. L'équation de la droite qui ajuste les points est $y = w \cdot x$ (d'après Jun Diao, CAF).

On ne dispose pas de couple de branches car seulement deux arbres sont étudiés. L'analyse des cimes est cependant possible en utilisant les formules simplifiées du système incomplet (chapitre 11) qui suppose $b_1 = b_2$. Ce qui donne, au rang *K :*

$$w = \frac{X_K}{K}$$

et

$$1 - b = \frac{V_K}{w \cdot K(1+w)} (4)$$

En calculant les moyennes des paramètres à partir de tous les rangs mesurables, on obtient les estimations de *w* et *b*. La mortalité est aussi calculable malgré la taille petite de l'échantillon. On obtient les résultats suivants :

– rythme et fonctionnement des méristèmes (Bernoulli) $w = 0{,}50$ ; $b = 0{,}48$ ;
– taux de ramification : $a = 0{,}46$ ;
– viabilités données par la loi bêta : $BFa = 6{,}6$ : $BFb = 2{,}0$.

Le développement de la cime d’un eucalyptus ne dépend donc que de 5 paramètres (avec l’hypothèse $b_1 = b_2$).

## Analyse des cimes composées chez les arbres à croissance rythmique

L’analyse des cimes sur les arbres à croissance rythmique se fait au niveau des unités de croissance et non plus au niveau des phytomères, l’automate botanique est à double échelle. Les UC sont mises en place avec des périodes alternées d’activités et de pauses des méristèmes qui définissent un processus de Bernoulli. On retrouve au niveau des UC des arbres les mêmes paramètres de développement qu’au niveau des phytomères des arbustes : processus de Bernoulli, rapport de rythme, viabilité, taux de ramification. Chez les arbres tempérés synchrones et monocycliques (érable, marronnier), il n’y a pas de processus de Bernoulli (on a $b = 1$), ni de rapport de rythme, car au début de chaque année les méristèmes mettent en place une nouvelle UC.

### Étude du symphonia

L’étude a été développée par Thomas Mangenet (Cirad). Le symphonia est un arbre tropical. Ses branches primaires plagiotropes sont constituées d’unités de croissance asynchrones qui portent une ou deux branches secondaires. Les processus de Bernoulli et le rapport de rythme sont identifiables. Le relevé de trois branches est affiché en figure 12.5 (Mangenet, 2013).

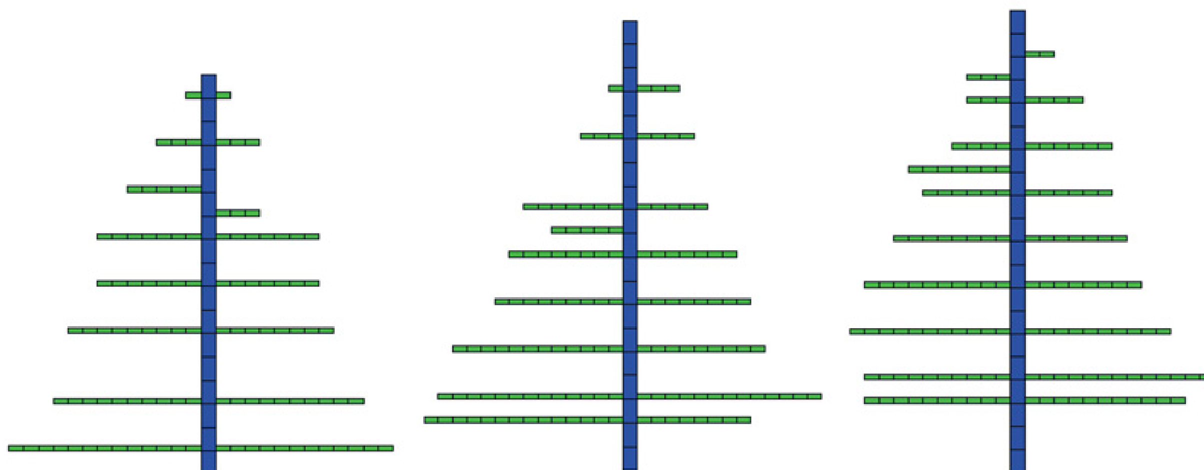


**Figure 12.5.** Détails de 3 branches primaires mesurées sur un symphonia, sur un total de 11.

On notera la présence de deux branches secondaires par phytomère. Les absences sont dues au taux de ramification (d'après la thèse de Thomas Mangenet, Amap).

Les formules des cimes donnent les valeurs des paramètres :

– processus de Bernoulli : $b_1 = 0{,}86$ ; $b_2 = 0{,}84$ ;

– rapport de rythme $w = 0{,}90$ ; taux de ramification $a = 0{,}59$.

Le développement stochastique exprimé en UC des branches dépend de 4 paramètres.

### Étude de l'hévéa

L'étude fut menée par Évelyne Costes (Inra). Le fonctionnement des méristèmes de l'hévéa a été analysé au chapitre 2 (Coste, Coste et de Reffye, 1990). Le fonctionnement des méristèmes est asynchrone dans la mise en place des unités de croissance (UC). L'analyse des cimes sur un clone donne les processus de Bernoulli et le rapport de rythme pour la création des UC : $b_1 = 0{,}90$ ; $b_2 = 0{,}57$ ; $w = 0{,}9$.

Complétés par les taux de ramification et de mortalité et par les distributions des nombres de phytomères par UC (chapitre 2), on obtient la simulation du développement de l'architecture.

## Réflexions sur l'application de l'analyse des cimes aux plantes

L'étude de la cinétique du développement d'une plante est fréquemment impraticable tant les processus liés au fonctionnement des méristèmes sont lents. Fort opportunément, l'architecture conserve sur une période plus ou moins longue, les traces de ce fonctionnement — les cicatrices des phytomères et des unités de croissance — qui permettent une reconstitution détaillée des modalités du développement végétal. Cette démarche constitue « l'analyse architecturale ». L'âge chronologique est défini par un nombre d'étapes de construction, sans nécessité de se référer au temps calendaire. Chaque étape correspond à un cycle de développement pendant lequel le méristème fonctionne avec ses processus stochastiques.

Les plantes computationnelles au chapitre 11 ont permis de mettre au point l'analyse des cimes qui extrait des mesures et les valeurs des paramètres du fonctionnement des méristèmes. Le passage sur les plantes cultivées a donné des résultats cohérents. Ces paramètres sont des constantes dans un environnement fixé, ils pilotent le développement stochastique de la plante et caractérisent le phénotype. Certains se révèlent stables d'une expérimentation agronomique à l'autre, ce sont les paramètres des processus de Bernoulli ou les rapports de rythme. Ils ont un intérêt dans des schémas de sélection. D'autres varient pendant le développement avec le climat ou la densité : ce sont les paramètres de la mortalité ou de la ramification. Ceux sont des indicateurs précis (et précieux) sur l'effet des interactions développement-environnement. Grâce à ces paramètres, on peut simuler le développement végétal et construire la structure potentielle (chapitres 4, 6) contenant les probabilités d'existence des phytomères et, associée aux puits, calculer la demande de la plante à chaque étape de sa construction.

## ⏵⏵ Application de l'analyse des séries organiques sur les plantes cultivées

Après l'estimation des paramètres du fonctionnement des méristèmes pour calculer la demande de la plante, il faut estimer les paramètres sources-puits des organes de la plante. On montre ici l'adéquation du modèle GreenLab aux plantes cultivées par la qualité des ajustements obtenus sur les séries organiques en utilisant systématiquement la méthode des moindres carrés

pondérés (chapitre 11). Les simulations de la croissance et de l'architecture de ces plantes à partir des paramètres sources-puits identifiés ont alors un réel sens agronomique.

Il faut se placer ici en condition non limitante. L'étude de l'effet des stress ne peut être assurée que si le modèle de croissance est maitrisé. Mesurer les dimensions et les poids des organes des plantes pour en modéliser la croissance nécessite un petit matériel de laboratoire. Mètres en ruban, pieds à coulisse, balance, scanner servent à mesurer respectivement les longueurs, les poids et les surfaces des organes et leurs densités. Les allométries longueur/diamètre des entrenœuds et poids/surface des feuilles sont nécessaires pour retrouver les dimensions des organes à partir de leur volume. Le poids des organes est la principale mesure utilisée pour établir les séries organiques, on peut travailler en poids sec ou frais selon les cas. Les plantes herbacées à croissance continue ont souvent un développement déterministe des axes et une seule plante peut se révéler suffisante pour estimer les paramètres sources-puits. C'est le cas des plantes monocaules comme le maïs. Mais le hasard peut se nicher dans l'emplacement des ramifications ou des fruits non avortés (poivron). Dans ce cas, la plante est simulée à l'aide d'un masque (chapitre 11) qui n'autorise l'exploration de la partie de la structure potentielle que pour ce qui a été est réalisé. Il est possible d'analyser ensemble les séries organiques de plusieurs plantes avec leurs masques individuels. C'est ce que font les logiciels Digiplante et Gloups. Dans la plupart des cas, le développement est stochastique ; il faut alors disposer d'une collection d'individus représentant chacun une réalisation aléatoire du même processus de croissance et de développement.

Dans ce chapitre, on considère l'analyse de la croissance d'une façon autonome vis-à-vis des paramètres de l'environnement. Les cycles de l'âge chronologique déduits du temps thermique (chapitre 5) sont les étapes de la construction de la plante, sans référence au temps calendaire. Seuls sont visés l'ajustement correct des séries organiques et la reconstruction de l'architecture qui valident la méthode du calcul de la production et de la répartition de la biomasse pendant la croissance. Cela revient à normaliser le paramètre environnemental ($E$ = 1). Le lien avec l'environnement n'est abordé qu'au chapitre 13.

## Plasticité des séries organiques

Parmi la collection des espèces de plantes étudiées, une grande variabilité a été observée dans le profil des séries organiques, c'est-à-dire la distribution des volumes des organes selon le rang, le long des tiges. Celle-ci est entièrement expliquée par les interactions sources-puits pendant la croissance. L'évolution de l'offre sur la demande sculpte littéralement l'architecture des plantes. Elle est omniprésente dans la forme de séries organiques.

Le volume d'un organe (chapitre 6) dépend de :

– la durée d'expansion $t_x$ ;

– la fonction puits $P_o(x) = p_o \cdot F_o(x)$ où $p_o$ est la force du puits de l'organe et $F_o(x)$ la variation du puits normalisée sur son mode ($max(F_o(x)) = 1$). Cette fonction est empirique. Sa formulation est choisie de façon à sonder au mieux les variations numériques de l'intensité du puits observée. La loi bêta (chapitre 5) par sa flexibilité est une bonne candidate, mais elle n'est pas la seule possible ;

– l'évolution de l'offre sur la demande *Q/D* pendant l'expansion de l'organe.

Chez les plantes étudiées, la durée d'expansion d'un organe est très variable. Souvent constante (tomate), elle dépend éventuellement de sa position à partir de la base dans la série organique (concombre). Celle des feuilles par exemple est quasi immédiate (2-3 CD) pour les graminées comme le blé ou le riz, et longue d'une centaine de CD pour le tournesol.

Pour les entrenœuds, la croissance primaire (la moelle) est assez courte (quelques CD). Chez les herbacées, elle peut être retardée. Dans ce cas, il se forme une rosette avant l'élongation des entrenœuds de la tige. Chez les ligneuses, la croissance secondaire est effective tant que l'axe n'est pas mort, elle peut s'effectuer sur le tronc pendant des centaines d'années.

Les fleurs peuvent se situer en position latérale ou terminale sur les axes. Les fruits ont souvent des expansions retardées (concombre).

Dans GreenLab, seul le poids des racines est pris en compte si elles ont été considérées. Elles sont modélisées comme un compartiment doté d'une fonction puits qui est active pendant toute la croissance. Si le poids des

racines n’est pas mesuré, on considère qu’il est proportionnel au poids de la plante, ce qui permet d’étudier d’une façon autonome la partie aérienne.

Les fonctions puits s’expriment pendant la durée d’expansion des organes. Elles sont cachées dans l’architecture et ne peuvent être estimées que par méthode inverse en ajustant les séries organiques. Le plus souvent leur forme est une courbe en cloche asymétrique bien ajustée par une loi bêta. Exceptionnellement, sur des plantes comme les poivrons ou les tomates, on peut suivre et mesurer directement l’expansion des fruits en utilisant les allométries diamètre-poids (chapitres 5 et 12). Les variations des puits observées comparées à celles calculées par méthode inverse sont trouvées proches ce qui valide le modèle de puits.

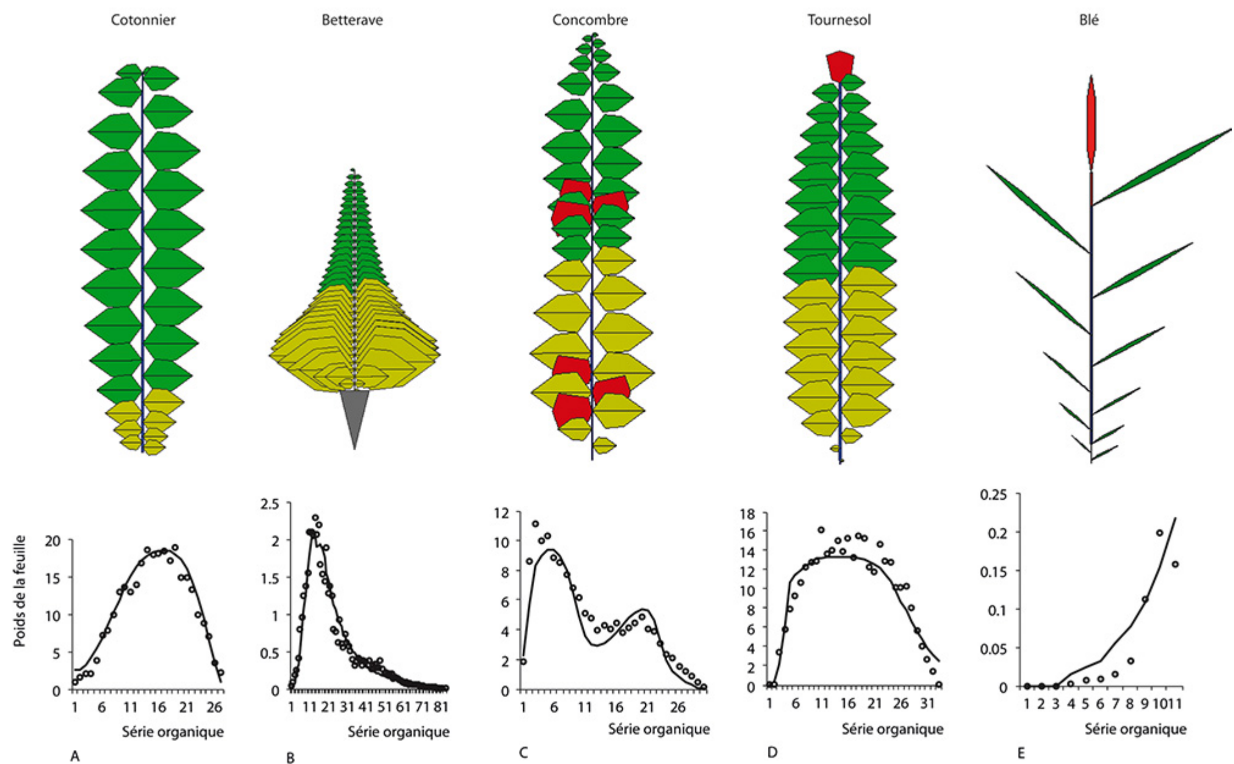



**Figure 12.6.** Observations (points) et ajustements (lignes) par le modèle GreenLab, des séries organiques de feuilles sur la tige chez 5 plantes cultivées.

On observe une grande plasticité des profils selon l’espèce. Ils dépendent des interactions sources-puits entre organes). **a** : tige de cotonnier. **b** : rosette de betterave. **c** : tige de concombre. **d** : tige de tournesol. **e** : tige de blé.

La figure 12.6 présente les ajustements par le modèle GreenLab des séries organiques sur les tiges des feuilles de cinq plantes d’espèces cultivées,

dont les profils sont différents et caractéristiques de leurs fonctionnements. Rappelons que ces ajustements ne sont pas obtenus séparément sur un type d'organe à un âge donné avec une fonction paramétrique choisie, mais ils sont le résultat du fonctionnement du modèle ayant optimisé ses paramètres sources-puits sur toutes les séries organiques ensembles et tous les stades de croissance.

Les trois premières plantes ont une croissance indéfinie et les deux dernières une croissance définie, qui se termine par une floraison terminale. Toutes ces plantes ont un début de croissance exponentielle, bien simulée par le modèle. Les surfaces de production sont limitées par la densité, ce qui limite l'offre en biomasse. La senescence des organes finit par borner la demande. La croissance devient alors rapidement stationnaire ce qui donne les résultats suivants :

– le cotonnier monocaule (Dong *et al*., 2010) finit par répliquer toujours le même phytomère. Le profil du sommet de la série organique des feuilles devient invariant. Les nouvelles feuilles en début d'expansion sont petites (figure 12.6a) ;

– le puits de la racine pivot de la betterave (Lemaire *et al*., 2008) négligeable au début, devient de plus en plus important et concentre toute la demande. Il finit par empêcher l'expansion des nouvelles feuilles créées qui restent embryonnaires (figure 12.6b) ;

– les fruits du concombre (Mathieu *et al*., 2012) ont un puits important. Ils font avorter pendant leur activité les nouveaux fruits, jusqu'à leur fin d'expansion. La fructification peut alors reprendre. La demande des fruits est telle qu'elle étrangle les nouveaux phytomères. La position des fruits dépend de l'offre/demande (figure12.6c) ;

– l'expansion des organes du tournesol (Rey, 2003) se fait sur une très grande durée (90 CD). L'apparition du capitule crée un nouveau puits, fort. Celui-ci ralentit la croissance des dernières feuilles mises en place, qui restent petites. Si on coupe le capitule à sa naissance, ces dernières feuilles deviennent les plus grandes (figure 12.6d) ;

– chez le blé (Feng *et al*., 2013), la durée d'expansion des feuilles est très courte (2 CD). Les dernières feuilles sont donc les plus grandes, car le puits de l'épi terminal est sans influence sur leur croissance déjà achevée (figure 12.6e).

Ces cinq exemples préfigurent la suite de ce chapitre. Les séries organiques conservent la mémoire du fonctionnement végétal pendant la croissance de la plante. On peut retrouver par méthode inverse les paramètres sources-puits qui sculptent les séries organiques en agissant sur la production et la répartition de la biomasse pendant la croissance.

## Étude de l'arabette rameuse

Cette étude fut développée par Béatrice Wenden (Inra). Chez les herbacées, souvent les premiers phytomères font des entrenœuds courts dont le poids n'est pas mesurable. Il se forme une rosette de feuilles. Dans ce cas, la plante est réduite à sa plus simple expression : une série organique de feuilles qui peuvent être éventuellement décomposée en limbes et pétioles. Le poids des racines est souvent indisponible et supposé alors comme proportionnel au poids de la plante.

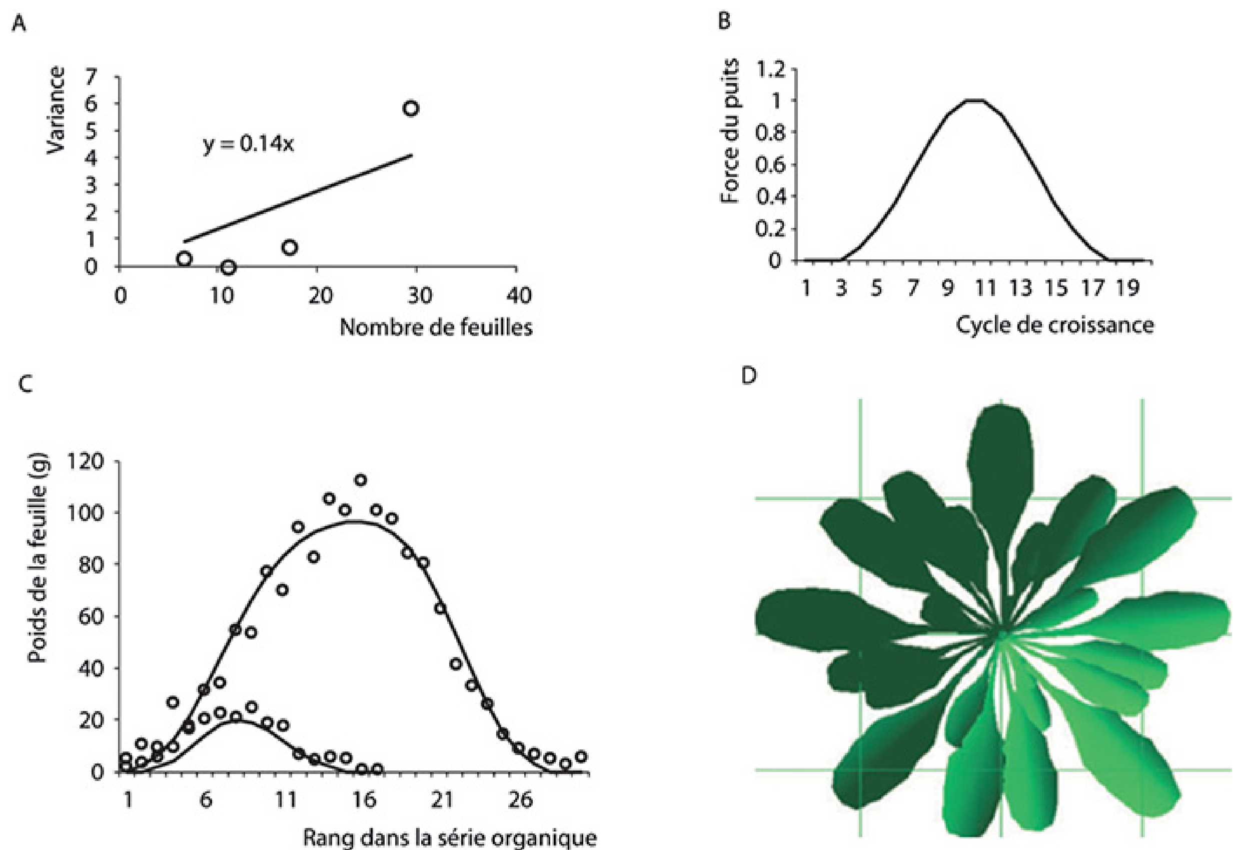



**Figure 12.7.** Cas de l'arabette.

**a** : liaison moyenne variance des feuilles pendant le développent de l'arabette. On en déduit la valeur du paramètre de Bernoulli *b* = 0,86. **b** : variation du puits estimé. **c** : ajustement de séries de feuilles de l'arabette aux stades de croissance 21 et 37 CD, observations (points) et ajustements (lignes). Alors que le développement double en phytomères, la croissance quadruple en poids du fait de son caractère exponentiel. **d** : Rosette de l'arabette simulée par le logiciel Digiplante. Les feuilles ne se recouvrent pratiquement pas (d'après B. Wenden).

Le début de croissance de l'arabette (*Arabidopsis thaliana*) est en rosette. Ici on dispose de cinq plantes dont la croissance est synchrone et de 4 stades de développement (Chew *et al*., 2014). Le nombre de feuilles produites à un stade développement donné est caractérisé par une moyenne et une variance, ce qui définit un processus de Bernoulli avec $b$ = 0,86. (figure 12.7a). Les quatre stades correspondent à [9, 14, 21, 37] CD. Il faut trier les feuilles à partir du sommet de la rosette et faire la moyenne des poids selon le rang pour constituer les séries organiques. La série obtenue est ajustée par la série calculée à partir de la structure potentielle qui donne la moyenne des poids en fonction du rang $K$ en utilisant la loi binomiale négative $BN(K, b)$ (chapitre 6). Seuls les deux derniers stades (21 et 37 CD) ont des organes individuels suffisamment gros pour établir une série organique.

Les données sont en poids sec. Les feuilles sont toutes fonctionnelles. La durée d'expansion est variable pour les premières feuilles. On passe linéairement de 10 CD à 20 CD du rang 1 au rang 10 de la série pour suivre l'évolution de la durée d'expansion.

L'épaisseur des feuilles est déduite des mesures : $\varepsilon$ = 0,002, tous les autres paramètres sont à estimer, soient : $r$ = 591,34 ; $Q0$ = 0,001 ; $Sp$ = 50116,33 ; $B_{a1}$ = 5,61 ; $B_{a2}$ = 5,55. L'ajustement se fait donc sur deux stades de croissance (21 et 37 CD) (figure 12.7c) et est de bonne qualité. On constate la grande valeur estimée de la surface de production $Sp$ = 50116 cm$^2$. Cela est dû au fait que les feuilles de la rosette sont aplaties et ne se recouvrent pratiquement pas (figure 12.7d). Cette forte valeur est proche de l'effet d'une croissance libre, la surface totale des feuilles est fonctionnelle. Les coefficients $B_{a1}$ et $B_{a2}$ sont proches, ce qui donne une courbe d'expansion symétrique (figure 12.7b). La graine est estimée a posteriori en fixant les autres paramètres.

**Remarques sur le stade rosette**

Dans le cas des rosettes, il est possible de calculer les deux paramètres de la loi bêta. Ce n'est pas toujours possible en général sur les plantes plus développées. Le deuxième paramètre est peu sensible et n'améliore pas notablement la qualité des ajustements. On le fixe donc empiriquement. L'absence de données sur le poids racinaire est sans effet, ce qui est compatible avec l'hypothèse qu'il est proportionnel dans son évolution au poids de la plante. Le cas de l'arabette est emblématique, c'est la forme la plus dépouillée du modèle GreenLab avec un méristème dont le développement est stochastique et une seule série organique de feuilles.

## Étude du tournesol

L'étude sur le tournesol a été conduite par Hervé Rey (Cirad).

### Description de la plante

Le tournesol (*Helianthus annuus* L.) est une herbacée monocaule pour les variétés cultivées. Après un stade initial en rosette, la tige s'allonge et le développement s'arrête suite à la floraison terminale. La croissance continue et concerne essentiellement la maturation du capitule (Rey, 2003).

Les données sont issues de cultures menées sur la station de l'Inra-Lepse de Montpellier. Les plantes ont poussé en champ à la densité de 5 plantes par $m^2$. Cinq dates d'observation ont été retenues entre la germination et la maturation avec une seule plante par prélèvement, pour constituer les séries organiques simples et les compartiments d'organes.

### Schéma de développement

Le développement du tournesol est déterministe et en bonne relation linéaire avec le temps thermique (figure 12.8a). Il s'arrête au bout de 33 phytomères. Le phyllochrone est particulièrement court. Il se forme environ 1,5 phytomère par jour. Le prolongement de la droite qui lie le temps thermique au nombre de phytomères permet d'attribuer des dates en cycles de développement (CD) pour piloter ensuite la croissance aux différents prélèvements qui suivent l'arrêt du développement. En deçà de 33 CD, les cycles sont à la fois des cycles de développement et de croissance, au-delà, ce sont des cycles de croissance. La relation entre le

cycle de développement et le temps thermique permet de fixer les cinq dates en âge chronologique exprimé en CD : 20, 40, 63, 84, 120. Cette plante mobilise donc seulement un quart de son temps au développement et trois quarts à la croissance.

### Schéma de croissance

Les durées d'expansion des organes du tournesol sont particulièrement longs (figure 12.8b) et atteignent presque 100 CD pour les feuilles.

Les mesures portant sur les limbes des feuilles montrent que les premiers rangs ont une durée d'expansion de 40 CD. Cette durée croit linéairement en fonction du rang pour se stabiliser autour de 90 CD à partir du 15e rang. Les durées d'expansion des pétioles, des entrenœuds soumis à variation comme les limbes atteignent un maximum de 90 CD. C'est aussi la durée d'expansion du capitule.

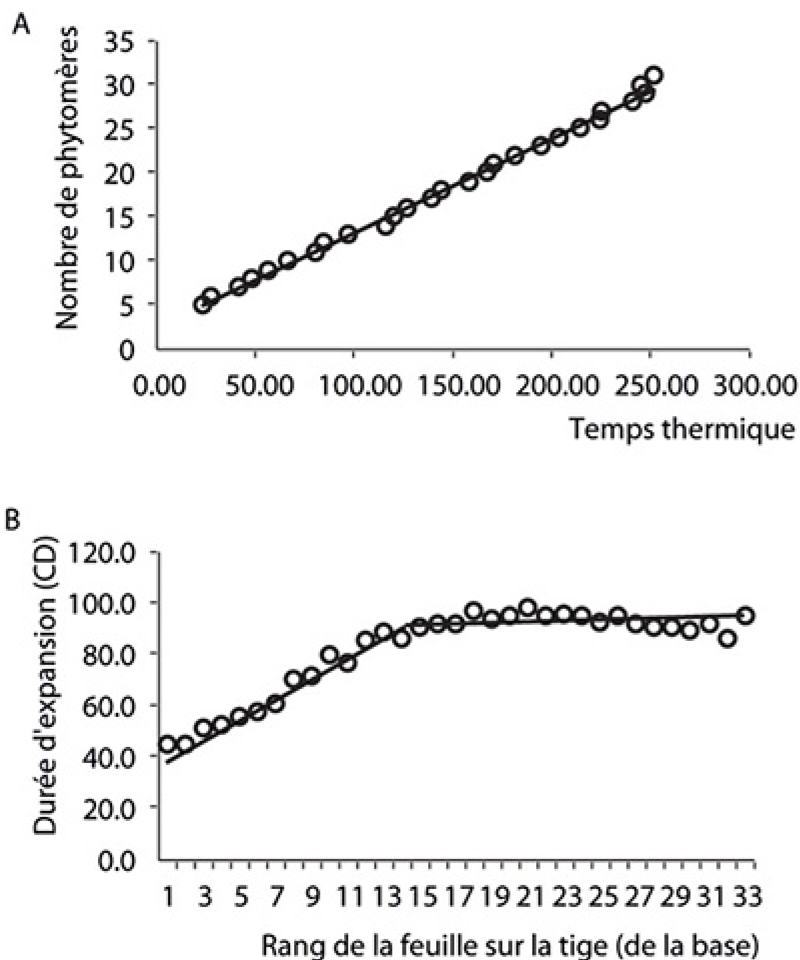


**Figure 12.8.** Étude du tournesol.

**a** : la liaison entre le nombre de feuilles de la tige et la somme des températures est linéaire. Observations (points) et ajustements (ligne). Le développement s'arrête à 33 phytomères à cause de la floraison terminale. Cette relation peut être extrapolée afin d'attribuer un nombre de cycles de croissance au-delà de l'arrêt du développement (chapitre 5). **b** : évolution de la durée d'expansion observé sur le limbe des feuilles selon le rang du phytomère à partir de la base de la tige du tournesol. On passe de 40 à 100 CD en 15 phytomères linéairement. Les entrenœuds ont une durée d'expansion plus courte, limitée à 70 CD, mais qui évolue d'une façon similaire aux feuilles. Le capitule a une durée d'expansion estimé à 90 cycles.

Il est indispensable de tenir compte des variations de la durée d'expansion observée des organes pour calculer correctement la demande.

## Établissement des séries organiques

Les séries organiques simples s'établissent facilement en pesant selon leurs rangs, limbes, pétioles, entrenœuds et capitule. On prend en compte également le poids des compartiments d'organes dans l'estimation des paramètres.

## Estimation des paramètres du modèle

### Paramètres mesurés empiriquement

Le poids spécifique de la feuille $\varepsilon$ qui correspond à une épaisseur est déduit du rapport poids frais/surface. Il est estimé ici à $\varepsilon = 0{,}024$ g/cm$^2$

### Paramètres calculés selon une calibration multi-stades

On dispose de 5 stades de mesure. Ces stades correspondent à des plantes récoltées (une plante par stade) qui sont donc des échantillons indépendants. Ces mesures produisent environ 300 poids d'organes à ajuster simultanément pendant le processus de croissance. Les paramètres à estimer sont au nombre de 12.

**Tableau 12.4.** Paramètres sources-puits du tournesol.

| Paramètres sources-puits | Valeurs | Variations des puits selon la loi bêta |
|---|---|---|
| Puits limbe | 1 | $B_{a1} = 9{,}8$ ; $B_{a2} = 5{,}9$ |
| Puits pétiole | 0,36 | $B_{g1} = 4{,}5$ ; $B_{g2} = 1{,}9$ |
| Puits entrenœud | 1,24 | |

| | | |
|---|---|---|
| | | $B_{e1}$ = 6,9 ; $B_{e2}$ = 1,5 |
| Puits capitule | 512 | $B_{f1}$ = 7,2 ; $B_{f2}$ = 1,0 |
| Résistance *r* | 135,4 | |
| *Sp* | 2476,5 | |
| *Q*0 | 0,3 | |

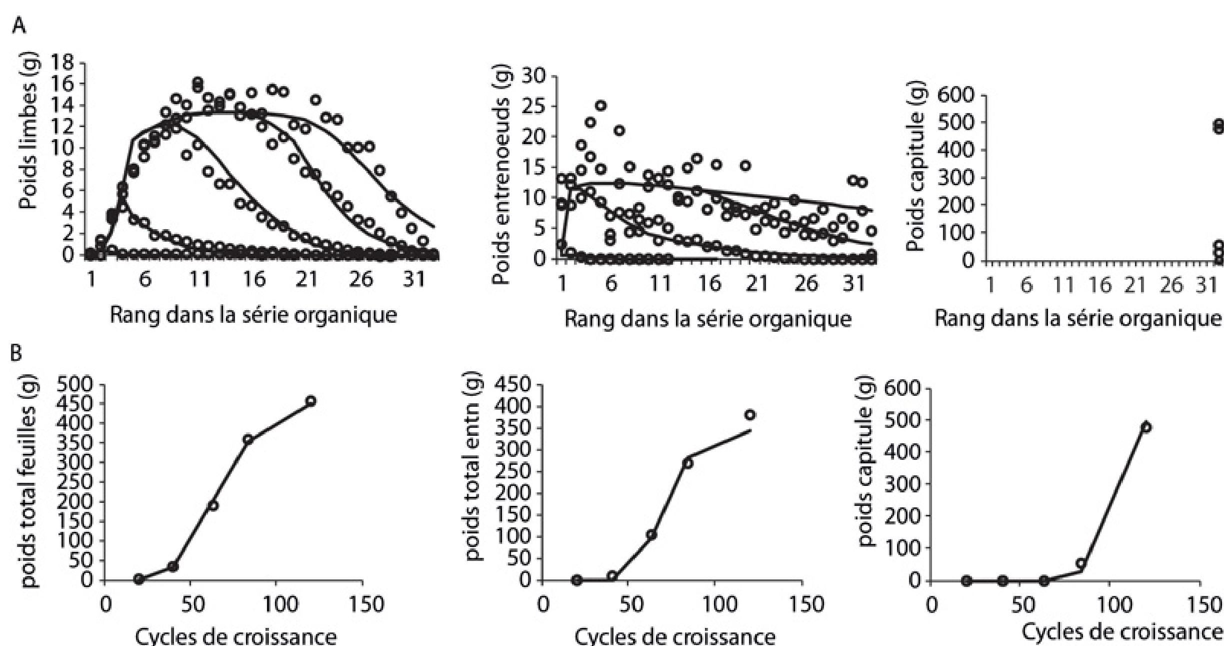



**Figure 12.9.** Ajustements des paramètres sources-puits du tournesol.

**a** : ajustements multi-stades des séries organiques. **b** : ajustements de l'évolution des compartiments d'un tournesol (limbes et pétioles regroupés en feuilles). Observations (points) et ajustements (lignes). Les pétioles ne figurent pas, ils ont un comportement semblable aux limbes (logiciel Gloups).

L'ajustement des séries organiques (figure 12.9a) est satisfaisant mais les entrenœuds ont une série organique très bruitée. En effet, ces derniers ne sont pas bien définis sur le tournesol, comme pour un caféier. Ils résultent de la disposition spiralée des feuilles. L'écart le long de la tige entre l'insertion de deux feuilles est très variable et peut être quasi nul.

L'ajustement des compartiments d'organes au cours de l'âge chronologique est bien restitué (figure 12.9b). En particulier, les irrégularités individuelles des entrenœuds disparaissent sous l'effet cumulatif de la biomasse des tiges. La connaissance des paramètres sources-puits permet de simuler la croissance et l'architecture de la plante. La production de biomasse au cours

du temps et sa répartition est affichée (figure 12.10a). La croissance est exponentielle au début, puis la production sature : c'est l'effet de la densité (valeur calculée de *Sp* = 2476 $cm^2$ proche de celle de la densité *Sd* = 2000 $cm^2$). Les entrenœuds ont un décalage dans leur expansion et causent le stade rosette avant l'allongement de la tige. Enfin, l'apparition du capitule mobilise rapidement toute la biomasse disponible. Ceci limite la croissance des feuilles sous le capitule.

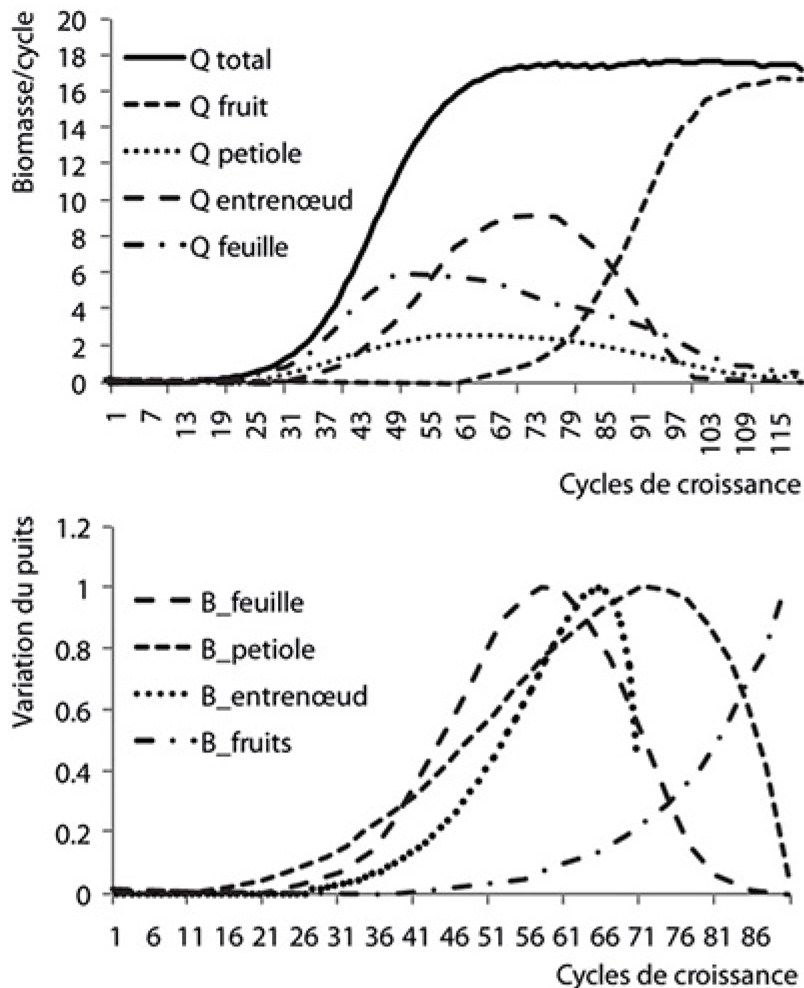



**Figure 12.10.** Production et répartition de biomasse pour le tournesol.

**a** : Production et répartition de la biomasse par cycle de croissance dans les différents compartiments végétaux du tournesol. La production sature vers 60 CD à cause de la surface de production *Sp*. Les feuilles au début prennent toute la biomasse. À partir de 40 CD la tige se forme, et au-delà de 100 CD le capitule prend toute la biomasse. **b** : Variation des puits (lois bêta) par type d'organe. Le décalage à droite des entrenœuds implique la rosette de feuilles en début de croissance. Le capitule a un puits qui croit jusqu'à maturation.

## Simulation de la croissance et de l'architecture du tournesol

L'ajustement des séries organiques permet l'estimation des paramètres et donc la simulation de la croissance et de l'architecture de la plante par le logiciel Digiplante (figure 12.11).

Sur les quarante premiers cycles de croissance on ne voit que les feuilles qui forment une rosette, cependant le développement est achevé au 33$^{e}$ cycle tous les organes ont été initiés. Au-delà les organes ne font que de l'expansion sous l'effet de la biomasse fabriquée. Les phytomères sont littéralement poussés hors de la rosette.




**Figure 12.11.** Simulation de la croissance et de l'architecture du tournesol (logiciel Digiplante).

Cette figure est une matérialisation de la précédente. Après un stade rosette (33 CD), la tige entre en expansion. Le capitule à partir de 80 CD va mobiliser progressivement toute la biomasse produite, limitant la croissance des autres organes.

## Étude du concombre

Cette étude a été coordonnée par BaoGui Zhang de la China Agricultural University (CAU).

### Description de la plante

Le concombre (*Cucumis sativus* L.) est une herbacée dont la tige en forme de liane, a un développement et une croissance continus. Le phytomère de base est constitué d'un entrenœud, d'une feuille dont le pétiole doit être pris en compte car sa biomasse n'est pas négligeable et d'une fleur (hermaphrodite dans la variété étudiée).

### Données des observations

Les plantes sont cultivées en serre sur une seule tige fixée à un tuteur et dans des containers séparés. Les fruits ont un emplacement légèrement variable. Pour pouvoir se mettre dans les mêmes conditions de croissance, on a choisi quatre groupes de trois plantes à différents stades de développement avec une plante sacrifiée par stade, dont les fruits étaient situés aux mêmes endroits sur la tige à l'intérieur d'un groupe. Cette étude ne concerne qu'un groupe, les autres donnant des résultats comparables (Mathieu *et al*., 2012).

### Schéma de développement

Le développement est déterministe et continu. Le nombre de phytomères de la tige est égal au nombre de cycles de développement. Il y a une fleur par phytomère donnanr un fruit qui peut avorter. Les séries organiques de fruits sur la tige sont formées d'alternances de présence et d'absence de fruits.

### Schéma de croissance

Le temps de fonctionnement des feuilles est estimé à : $t_a$ = 20 CD. Les durées d'expansion des organes sont variables au début du développement de la plante. Pour les limbes des feuilles et les pétioles, on passe de $t_x$ = 4 CD à $t_x$ = 20 CD d'une façon linéaire en 4 phytomères. Il s'agit d'un « effet de base » nettement visible sur les séries organiques des feuilles. Les premières feuilles restent petites, alors qu'elles devraient être les plus

grandes si toutes les feuilles avaient les mêmes durées d’expansion. La variation et la durée du temps d’expansion $t_x$ s’obtient facilement d’une façon empirique en ajustant au mieux les séries organiques observées aux calculées. Le temps d’expansion des entrenœuds est de $t_x$ = 10 CD. Il varie de 8 à 10 CD en 4 phytomères. Le temps d’expansion des fruits observé est de $t_x$ = 16 CD. Alors que l’expansion des feuilles et des entrenœuds est immédiate dès leur création, celle des fruits est différée de : $t_d$ = 7 CD. Le puits des racines dont le poids a été mesuré est supposé constant sur toute la période de croissance. Ces spécificités sont importantes et indispensables à prendre en compte pour calculer la demande et réussir un ajustement correct des séries organiques par l’estimation des paramètres.

### Établissement des séries organiques

Les séries organiques des feuilles et des entrenœuds sont continues, mais celle des fruits sont discontinues. La position de chaque fruit doit être spécifiée sous la forme d’un masque qui restreint le développement aux endroits autorisés. L’étude a été réalisée en poids frais. Le rang des phytomères est numéroté à partir de la base de la tige. Les fruits se sont développés sur les positions 3, 4, 5 et 15, 16, 17, ce qui permet de calibrer le masque pour les séries de fruits. Ailleurs, ils ont avorté à un stade précoce avec un poids considéré comme négligeable. Dans cette expérience, le poids racinaire a été mesuré.

### Estimation des paramètres du modèle

L’estimation des paramètres (avec les MCP) se fait en ajustant au mieux les séries organiques simples, observées et calculées. L’ajustement est multi-stades de développement (9, 15, 31 CD). Une seule plante est analysée par stade.

#### Paramètres mesurés empiriquement

Le poids spécifique de la feuille $\varepsilon$ qui correspond à une épaisseur est déduit du rapport poids frais/surface. Il est estimé à $\varepsilon = 0{,}03$ g/cm$^2$ en poids frais. Les autres paramètres allométriques, concernant la forme des entrenœuds et des fruits qui n’interviennent pas dans le fonctionnement, sont fixés empiriquement afin de donner une bonne ressemblance dans la

représentation 3D. Le coefficient d'extinction de la lumière *k*, intervenant dans la loi de Beer, est fixé à : *k* = 1. Les feuilles ont une bonne horizontalité. Le deuxième paramètre des lois bêta a été fixé empiriquement pour les limbes, les pétioles, les entrenœuds et les fruits respectivement aux valeurs (3, 2, 1, 4).

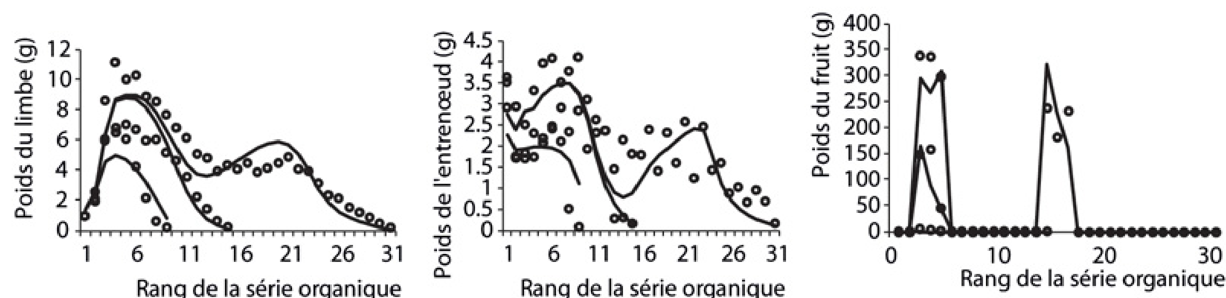



**Figure 12.12.** Séries organiques simples (observées points, calculées lignes) des organes le long de la tige sur 3 stades de développement (9, 15 et 31 CD) du concombre.

Un seul jeu de paramètres ajuste les 3 stades. La série des pétioles n'est pas affichée. Feuilles et entrenœuds marquent une dépression des poids au milieu des séries organiques, cet étranglement est dû à la compétition des fruits en expansion.

### Paramètres calculés par les MCP selon une calibration multi-stades

**Tableau 12.5.** Paramètres sources-puits du concombre.

| **Paramètres sources-puits** | **Valeurs** | **Variations des puits selon la loi bêta** |
|---|---|---|
| Puits limbe | 1 | 1,45 ; 3 |
| Puits pétiole | 0,60 | 1,64 ; 2 |
| Puits entrenœud | 0,80 | 0,59 ; 1 |
| Puits fruit | 102,9 | 3,30 ; 4 |
| Puits racine | 0,86 | constant |
| Résistance *r* | 27 | |
| *Sp* | 100000 | |
| *Qo* | 4,1 | |

On ne peut pas estimer la surface de production *Sp* avec les MCP. *Sp* devient très grand, sans doute par ce que les plantes sont dans des containers isolés et donc bien éclairées. On a fixé sa valeur à une valeur

grande : $Sp$ = 100000 $cm^2$ valeur au-delà de laquelle l'erreur ne diminue pas. La cible comprend environ 220 organes à ajuster pour leur poids en optimisant 10 paramètres. Notons que les séries organiques ne sont pas des moyennes car il n'y a qu'une seule plante par stade observé.

La bonne qualité des ajustements multi-stades des séries organiques peut être appréciée sur la figure 12.12 de même que la bonne prévision de la répartition de la biomasse cumulée dans les compartiments d'organes pendant la croissance (figure 12.13). L'importance de la force de puits du fruit (102,9) explique l'étranglement constaté sur les séries organiques.

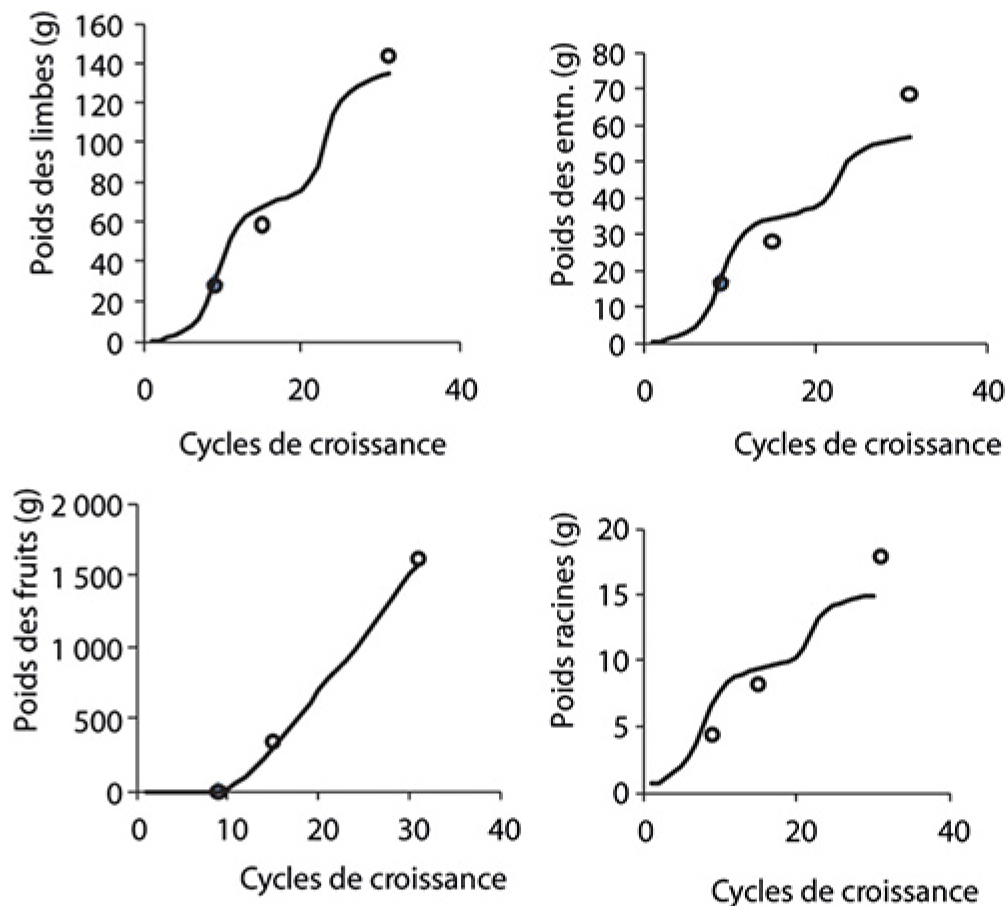



**Figure 12.13.** Évolution des poids des compartiments d'organes (limbes des feuilles, entrenœuds, fruits, racines (calculés = traits, observés = points) pendant la croissance du concombre.

On remarque que le compartiment racine est bien calculé en utilisant un puits constant pour le compartiment.

## Remarque sur la croissance du concombre

Les conditions de culture en containers (faible densité) donnent une croissance isolée et apparemment libre (*Sp* grand). Les variations des puits estimées sont très différentes selon le type d'organe (figure 12.14).

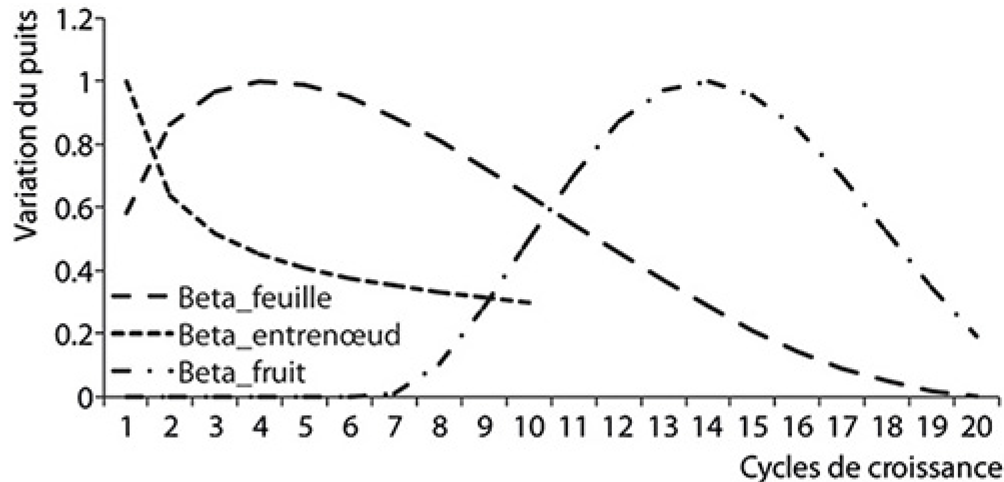



**Figure 12.14.** Variation de la force des puits des organes pendant leur expansion.

Les organes d'un même phytomère ont un comportement très différent. Les feuilles ont un puits faible au début, puis qui passe par un maximum avant de décroître. Les entrenœuds ont leur puits maximum dès leur initiation ce qui pousse le phytomère hors du méristème édificateur. Les fruits ont un délai important après leur initiation, avant de commencer leur expansion.

Le bilan du fonctionnement est visualisé en figure 12.15. La valeur très élevée du puits du fruit perturbe grandement les séries organiques des phytomères qui sont étranglées en milieu de tige. On remarque que les nouveaux fruits, compte tenu de leur retard à l'expansion (7 CD), avortent dans la zone où le rapport *Q/D* est faible (figure 12.15d). Il y a là une possibilité d'explication mécanique qui sera confirmée sur le poivron.

Cet exemple montre clairement qu'avec les hypothèses simples du modèle GreenLab (les notions de CD, *Q/D*, etc.) et sans disposer de données sur l'environnement (lumière, température, etc.), mais non limitant, on calcule les paramètres sources-puits dans un contexte de mesures purement architectural. La production de biomasse et sa répartition pendant la croissance peuvent être alors simulées.

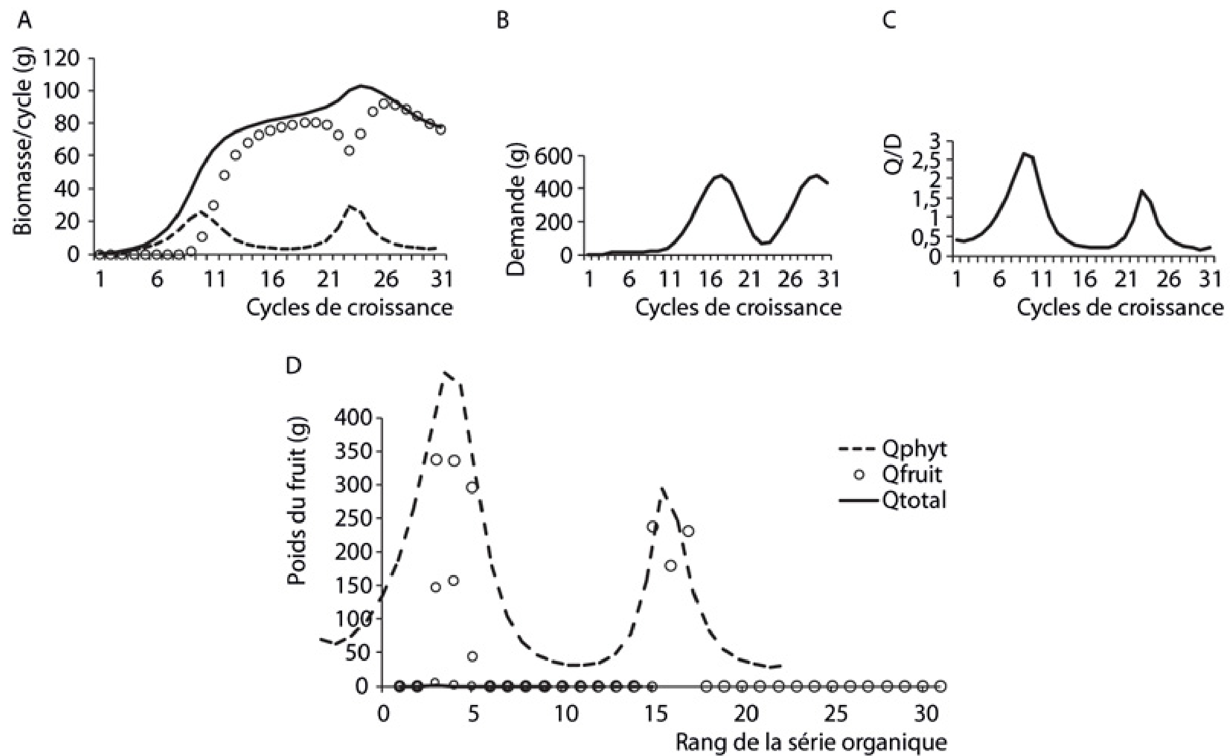



**Figure 12.15.** Bilan de fonctionnement de la croissance du concombre.

**a** : au début la croissance est exponentielle (*Q* = trait plein). Elle est ralentie par l'apparition des fruits (○). Les compartiments végétatifs (feuilles et entrenœuds = tirets et fruits = □) oscillent et sont en opposition de phase. **b** et **c** : la force des puits des fruits fait osciller la demande et le rapport *Q/D*. **d** : si on superpose l'état de *Q/D* (ligne pointillée) avec le décalage lié au retard d'expansion des fruits et le rang des fruits arrivés à maturité (○), on constate que les fruits sont avortés dans les zones où la valeur de *Q/D* est faible (à cause de la demande des fruits en expansion).

## Simulation de la croissance et de l'architecture du concombre

Sur la figure 12.16, le développement et la croissance du concombre sont restitués ainsi que son architecture 3D avec tous les fruits à leurs emplacements observés.

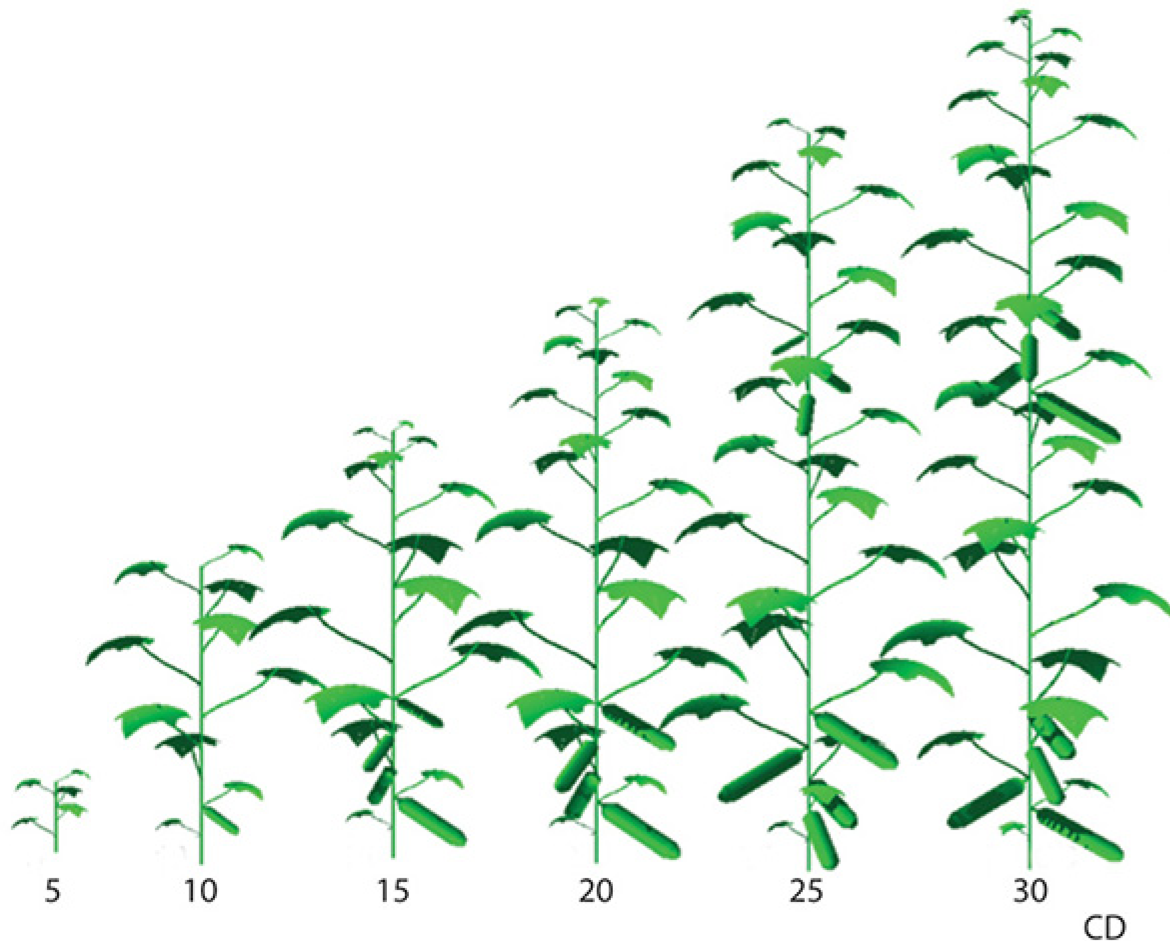



**Figure 12.16.** Croissance et architecture du concombre.

On constate le groupement des fruits et l'étranglement des phytomères en milieu de tige (logiciel Digiplante).

## Étude du poivron

L'étude fut menée par YunTao Ma (CAU). Dans la famille *Capsicum*, on trouve les poivrons et les piments. Nous ne présentons ici que les données essentielles à la compréhension du fonctionnement d'un poivron à gros fruits, variété Funcky. Les données relatives aux paramètres mesurés (durées d'expansion, valeurs des puits, etc.) se trouvent dans l'article (Ma Y *et al*., 2011).

### Description de la plante

Après la germination, la tige non ramifiée arrête tôt son développement à cause d'une floraison apicale qui produit le premier fruit. Deux branches de même vigueur naissent immédiatement sous les deux derniers phytomères de la tige. Leur développement continu est limité à quelques phytomères après quoi la ramification devient sympodiale. Le phytomère le plus vigoureux constitue le prolongement de la branche. Chaque nœud porte potentiellement un fruit, mais on observe de nombreux avortements précoces.

## Données des observations

Les plantes sont cultivées en serre avec des conditions climatiques stabilisées dans des containers à la densité de 5 plantes/$m^2$. Pour des raisons de culture, les rameaux portés par les branches sont taillés après l'émission du premier phytomère. La structure de la plante à l'étude n'est donc pas naturelle et il convient d'adapter un masque à l'automate botanique pour reproduire la taille subie par la plante pendant son développement. Il est pertinent de distinguer 3 âges physiologiques : l'âge physiologique 1 pour la tige, 2 pour les branches et 3 pour les rameaux.

## Schéma de développement

La floraison terminale de la tige se produit au bout de 11 phytomères. Elle donne naissance à son extrémité, à deux branches similaires qui, à la récolte, ont développé 30 phytomères. L'âge chronologique du développement et de la croissance est donc 41 CD. La taille régulière des rameaux au premier phytomère limite le développement de l'architecture (figure 12.17a).

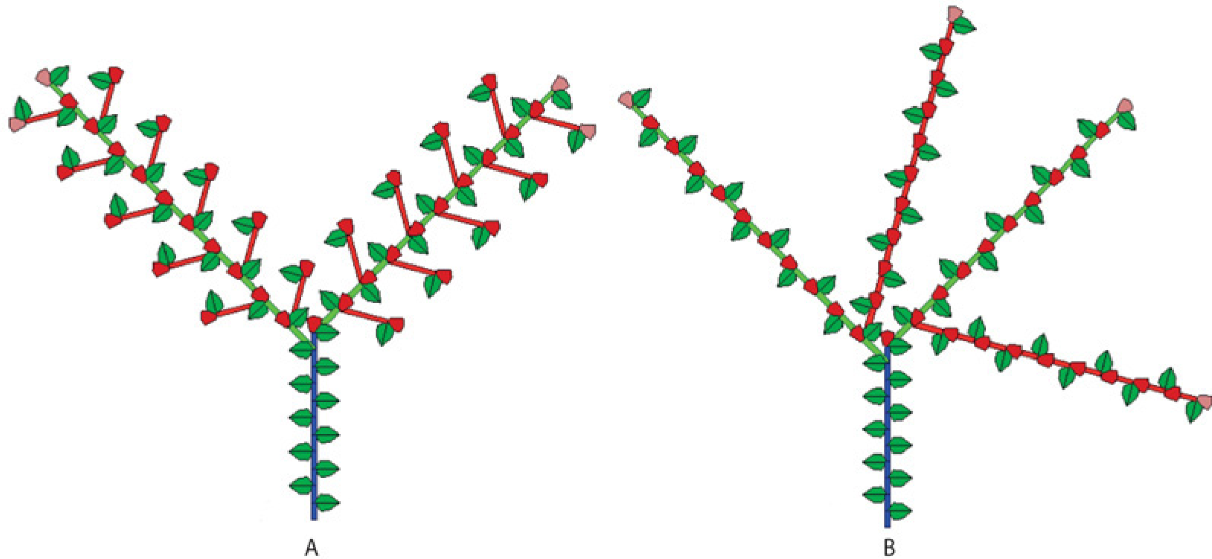



**Figure 12.17.** Schéma du développement du poivron taillé.

**a** : on distingue 3 âges physiologiques. La tige (bleu) arrête son développement au bout de 11 phytomères et fleurit. Deux branches similaires (vertes) naissent à son extrémité. Elles ramifient à chaque phytomère qui donne naissance à un rameau (rouge) taillé au premier phytomère. Chaque phytomère porte potentiellement un fruit sauf sur la tige. **b** : les rameaux taillés mis bout à bout constituent une série organique chronologique. Du point de vue du développement et de la croissance la figure **b** n'est pas différente de la figure **a**, mais elle est plus simple à calibrer. De nombreux avortements de fruits se produisent et les séries organiques correspondantes sont incomplètes.

## Schéma de croissance

Le poivron a fait l'objet d'une expérimentation particulière en notant l'accroissement en poids de 33 fruits isolés sur les plantes tous les 4 jours en moyenne, ce qui fait 12 mesures non destructives correspondant au temps d'expansion des fruits en CD (12 CD). On se base sur la bonne relation allométrique établie pour les fruits entre le diamètre mesuré et le poids. La moyenne des accroissements représente, à une date donnée, la valeur du puits du fruit qui est mesurée ainsi directement.

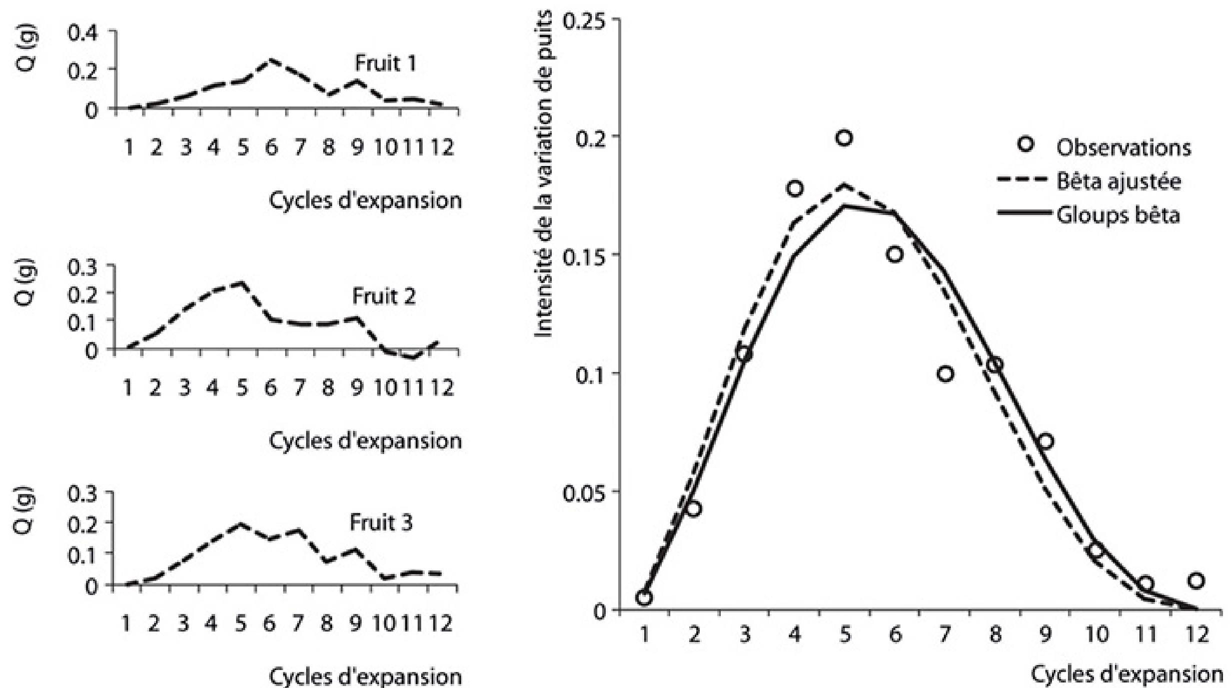



**Figure 12.18.** Taux d'accroissement mesurés en poids de trois fruits isolés de poivron. On observe une forte variabilité individuelle.

**À droite** : moyenne des taux d'accroissements mesurés sur 33 fruits (points). Ajustement des observations à une loi bêta (courbe pointillée). Loi bêta déduite par méthode inverse avec le logiciel Gloups sur les séries organiques prélevées sur la plante (trait plein). Les deux courbes sont proches.

Les valeurs moyennes de l'accroissement en biomasse des fruits et par cycle, au cours de la maturation s'ajustent bien à une loi bêta. Or le modèle GreenLab estime directement par méthode inverse et à partir des séries organiques, directement les paramètres des lois bêta de la variation des puits. On peut donc comparer la loi issue des mesures directes avec celle calculée. Les deux lois sont très proches. L'analyse des séries organiques restitue donc bien directement les variations des puits des organes, sans suivi de croissance. Sur la figure 12.18, on observe un ajustement satisfaisant, ce qui constitue une validation supplémentaire du modèle. Une expérience similaire a été menée sur la tomate (chapitre 5).

### Établissement des séries organiques

L'étude a porté sur 4 plantes, mais on n'analyse qu'une seule plante à la fois avec son masque. Les séries organiques des feuilles et des entrenœuds sont

continues sur la tige, les branches, mais celles des fruits sont discontinues car il y a des avortements de fruits comme pour le concombre, et la position de chacun doit être spécifiée pour le calcul. Les rameaux taillés n'ont qu'un phytomère ; mis bout à bout ils constituent des séries organiques chronologiques complètes d'organes. Ainsi la figure 12.17b est identique à la figure 12.17a sur le plan des cohortes d'organes fabriquées. Les deux plantes ont le même développement et la même croissance, les mêmes séries organiques mais pas la même structure topologique ! La cible s'en trouve simplifiée. Le développement étant déterministe, un masque spécifie l'emplacement des axes et des fruits dans la structure topologique qui est aussi la structure potentielle observée. Il y a donc ici 5 axes de développement (figure 12.15b) :

– la tige qui mesure 11 phytomères dont seul le dernier porte un fruit ;
– deux branches d'âge physiologique 2 qui mesurent 30 phytomères ;
– deux branches (reconstituées) d'âge physiologique 3 qui mesurent 29 phytomères.

Tous les phytomères ont un entrenœud et une feuille, mais seuls certains portent des fruits. Certains cycles n'ont pas de fruits associés car ils ont tous avorté.

## Estimation des paramètres du poivron

L'ajustement par le modèle est multi-stades (11, 20, 28, 34, 41 CD). Les 4 premiers stades ne sont ajustés que sur les compartiments d'organes. Le dernier stade est ajusté en détail sur les séries organiques. Cette façon optimise le nombre de mesures à effectuer, tout en s'assurant de la stabilité des paramètres sources-puits pendant la croissance. Une seule plante est analysée par stade.

### Paramètres mesurés empiriquement

Les paramètres mesurés empiriquement sont les allométries, les durées d'expansion etc. Comme pour le concombre, il y a un délai à l'expansion après la création des fruits (ici 3 CD).

### Paramètres calculés par les MCP selon une calibration multi-stades

La cible comprend 232 organes mesurés (limbes, pétioles, entrenœuds, fruits) et à ajuster pour leur poids en optimisant 18 paramètres sources-puits (efficience climatique, surface de projection, puits des 3 âges physiologiques,...), qui sont tous estimés par les MCP.

La figure 12.19 montre que les séries organiques sont correctement ajustées par le modèle au dernier stade de croissance (41 CD). C'est au niveau des organes seulement que l'on peut estimer les fonctions bêta de la variation des puits. On ne montre ici que les ajustements obtenus sur une des deux branches d'âge physiologique 2 sans représenter les pétioles dont le comportement est semblable à celui du limbe et qui ont un puits deux fois plus petit. Toutes les séries organiques sont recalculées correctement, mais l'âge physiologique 3 est plus bruité.

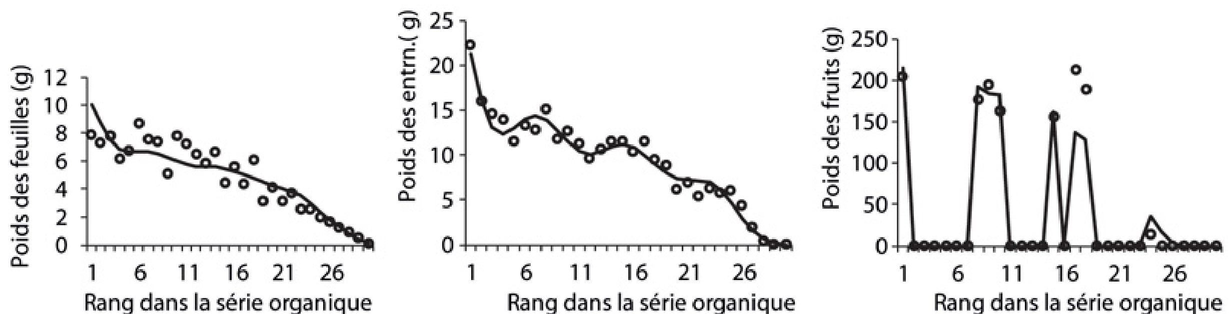



**Figure 12.19.** Exemple des ajustements satisfaisants des séries organiques (calculées = lignes, observées = points) des feuilles des entrenœuds et des fruits pour une branche du poivron, et sur le dernier stade de développement (41 CD) de la plante.

Il y a au total 12 histogrammes ajustés simultanément (4 organes par âge physiologique (trois).

La figure 12.20 montre que l'évolution de la biomasse cumulée des compartiments d'organes observés (limbes, entrenœuds, fruits), les pétioles ne figurent pas, sur 5 stades de développement (11, 20, 28, 34, 41 CD) est correctement ajustée par le modèle. C'est à ce niveau multi-stades seulement que l'on peut s'assurer que les valeurs des paramètres sources-puits, sont constantes pendant la croissance.

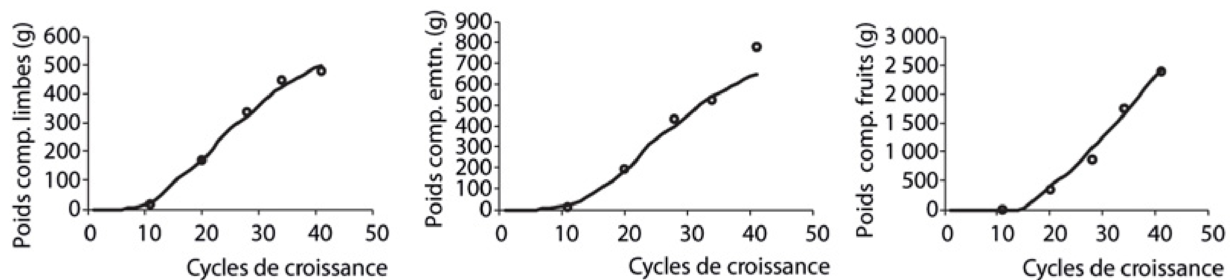



**Figure 12.20.** Ajustements des poids des compartiments d'organes mesurés (○) des limbes, des entrenœuds et des fruits avec leurs estimations (traits) par le modèle GreenLab sur 5 stades de développement observés.

L'accord est correct, ce qui montre la constance des paramètres pendant la croissance (logiciel Gloups).

La figure 12.21 donne un bilan de la croissance de la plante. Après un début de croissance exponentielle, la production de biomasse par cycle devient constante à cause du fort indice foliaire et de la limitation de la surface de production par la densité. La demande oscille après l'apparition des fruits qui dans le temps se groupent en paquets séparés par des zones d'avortements, comme pour le concombre, mais l'architecture de la plante est plus complexe. La production des organes végétatifs est en opposition de phase avec celle des fruits. Le rapport *Q/D* oscille comme pour le concombre à cause des fluctuations de la demande.

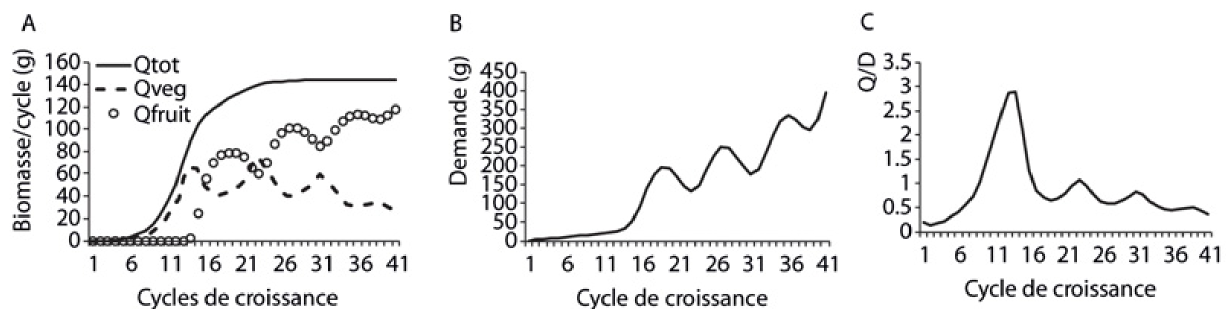
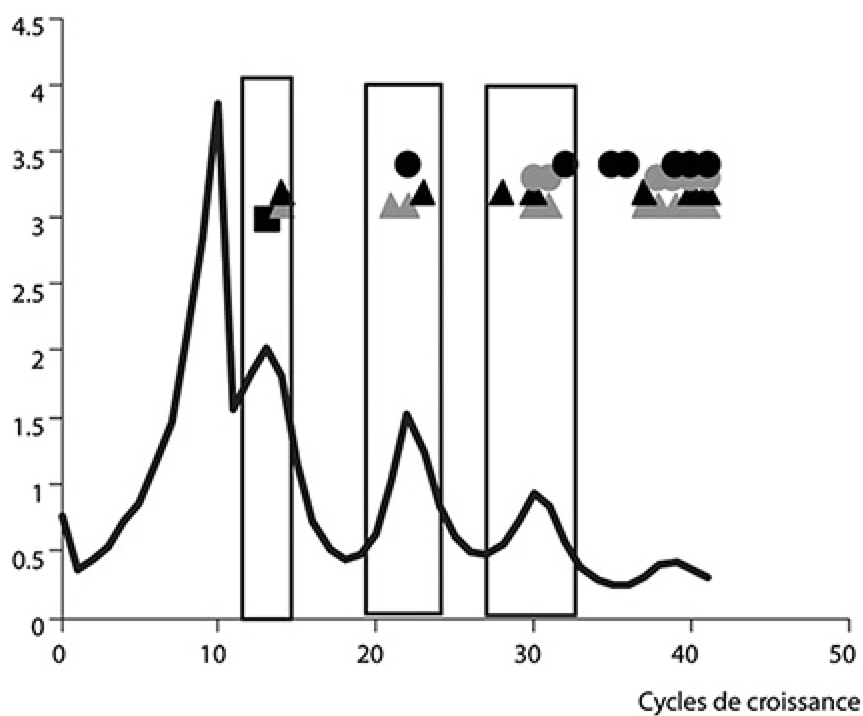


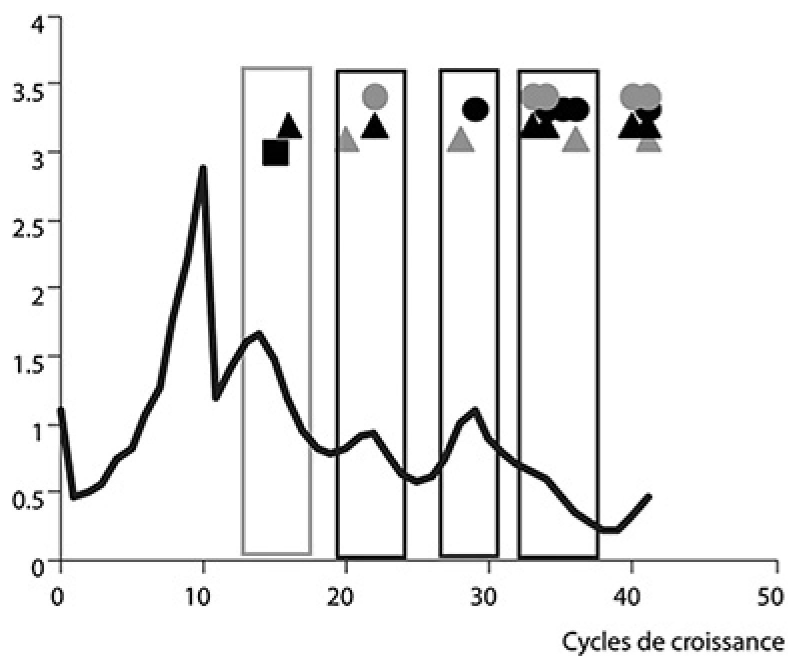

**Figure 12.21.** Bilan de croissance du poivron.

**a** : production de biomasse par cycle : après une phase de croissance exponentielle, la production (*Q* = ligne) sature à cause de la valeur *Sp* qui est petite (*Sp* = 800 $cm^2$). Bien que l'offre soit constante, les compartiments végétatif (feuilles et entrenœuds = tirets et fruits = ○) oscillent et sont en opposition de phase. **b** : la demande oscille à cause des paquets de fruits en expansion qui alternent avec des séries avortées. **c** : l'offre sur la demande *Q/D* oscille en conséquence.

## Effet de *Q/D* sur la formation des fruits

Trois plantes de la même variété de poivron ont été étudiées. Les structures topologiques sont les mêmes, les emplacements des fruits restent aléatoires, ce qui modifie l'évolution de la demande. Cependant, les valeurs obtenues pour les paramètres sources-puits sont très comparables soulignant ainsi l'aspect variétal. Pour chacune des 3 plantes calculées, on peut visualiser les évolutions de la demande et du rapport *Q/D* en fonction des cycles de croissance, en même temps que la date de création des fruits non avortés. Des conditions initiales légèrement différentes peuvent induire des emplacements différents. On constate que pour chaque plante les fruits se regroupent dans les zones où le rapport *Q/D* est le plus fort à leur création. Bien que 50 % environ des fruits avortent dans ces zones, c'est 100 % d'avortements ailleurs là où *Q/D* est faible (figure 12.22). L'hypothèse de l'effet mécanique de *Q/D* sur l'avortement des fruits évoquée précédemment sur le concombre est donc ici renforcée.




Q/D

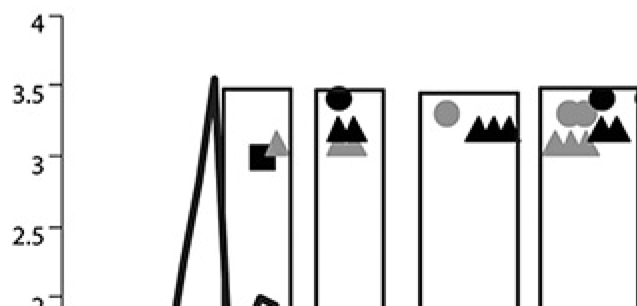
Tige

Branche 1

Branche 2

Rameau 1

Rameau 2



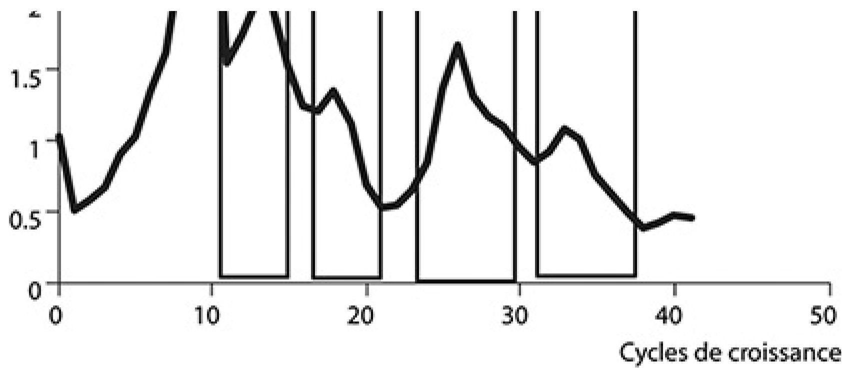



**Figure 12.22.** Regroupement de l'apparition des fruits en fonction de l'âge de la plante en cycles tous axes confondus et de la valeur du rapport *Q/D* sur trois poivrons.

La formation des fruits coïncide avec les pics de *Q/D*. La chute de *Q/D* sur le premier pic est due à la formation des deux ramifications immédiates au bout de la tige principale après sa floraison terminale ce qui augmente brutalement la demande (logiciel Gloups).

## Remarque sur la croissance du concombre et du poivron

Un modèle de culture qui se base seulement sur l'indice foliaire et les compartiments ne peut rendre compte précisément de la production de la plante dans le cas où les avortements de fruits se produisent. Ils causent des oscillations internes de la production et de la répartition de la biomasse dans les compartiments qui font changer à chaque cycle l'indice de récolte, alors que la production totale de la biomasse (somme des compartiments) peut être stabilisée si l'indice foliaire est fort, comme on peut le voir en figure 12.21a.

## Simulation de la croissance et de l'architecture du poivron

Sur la figure 12.23, les architectures 3D pour trois stades de croissance du poivron Funky sont restituées avec tous les fruits à leurs emplacements observés grâce aux masques opérés sur l'automate botanique. Ces architectures prennent en compte les allométries poids-dimensions des organes mesurées sur les plantes (rapports poids/surface des feuilles, longueur/section des entrenœuds et diamètres/poids des fruits).




**Figure 12.23.** Simulation de la croissance et de l’architecture du poivron par le logiciel Digiplante.

Cette simulation est déterministe car les fruits non avortés sont placés sur les axes, là où ils ont été observés.

## Étude du riz

Cette étude fut menée avec le concours de BangYou Zheng (CAU). Les données proviennent de son travail de doctorat dont l’essentiel des résultats est ici présenté (Zheng *et al.*, 2009)

### Description de la plante

Le riz (*Oriza sativa* L.) est une herbacée de type graminée. Son développement se caractérise par un stade initial en rosette, suivi d’une élongation de la tige qui se termine par un épi. Des tiges secondaires appelées talles, en nombre variable, sont émises en même temps que la tige principale au niveau de la rosette. Une caractéristique des graminées est que la feuille est supportée par une gaine fixée sur le nœud du phytomère, elle tient le rôle de pétiole. Cette gaine enrobe la tige et son poids est équivalent à celui de la feuille qu’elle porte et son puits doit donc être pris en compte.

La tige dont le développement est déterministe ($b$ = 1) est constituée de 16 phytomères. On a suivi, dans cette étude, la croissance de la plante jusqu'au phénomène de « remobilisation » où les phytomères arrivés à maturité réallouent une partie de la biomasse de leurs organes dans le pool commun afin de fournir la matière nécessaire aux épis au moment où la photosynthèse décline à cause de la sénescence des feuilles.

L'architecture du riz est très variable pour la ramification qui consiste en l'émission de tiges secondaires (appelées talles) au niveau de la rosette. Le nombre de talles peut atteindre plusieurs dizaines par pied. On a éliminé l'aspect stochastique, en choisissant parmi la population, des plantes qui ont 8 talles, afin de se concentrer sur les relations sources-puits dans un cadre de développement déterministe.

### Schéma de développement

Si l'on veut décrire minutieusement la structure topologique de la plante au niveau du tallage, l'opération est compliquée de même que l'automate botanique adjoint. On observe que les talles primaires ramifient avec un retard de 3 CD sur la tige et les talles secondaires avec un retard de 2 CD sur les talles primaires. L'analyse de la structure chronologique, montre que l'on peut la simplifier en déplaçant les talles et en les collant aux bons endroits sur la tige de façon à supprimer les délais d'apparition (figure 12.24b). Les talles qui naissent au même moment se retrouvent en verticille sur la tige. Cette structure simplifiée possède le même schéma de développement car elle produit des cohortes d'organes identiques à l'original et donc les mêmes séries organiques que la structure complète. L'automate botanique est plus simple à programmer. L'étude du développement en temps thermique montre qu'après 13 CD le rapport de rythme passe de $w$ = 1 à $w$ = 0,5. Il faut alors 2 cycles de croissance pour un cycle de développement. Les talles ayant une morphologie légèrement plus petite que la tige principale, on leur affecte l'âge physiologique 2.

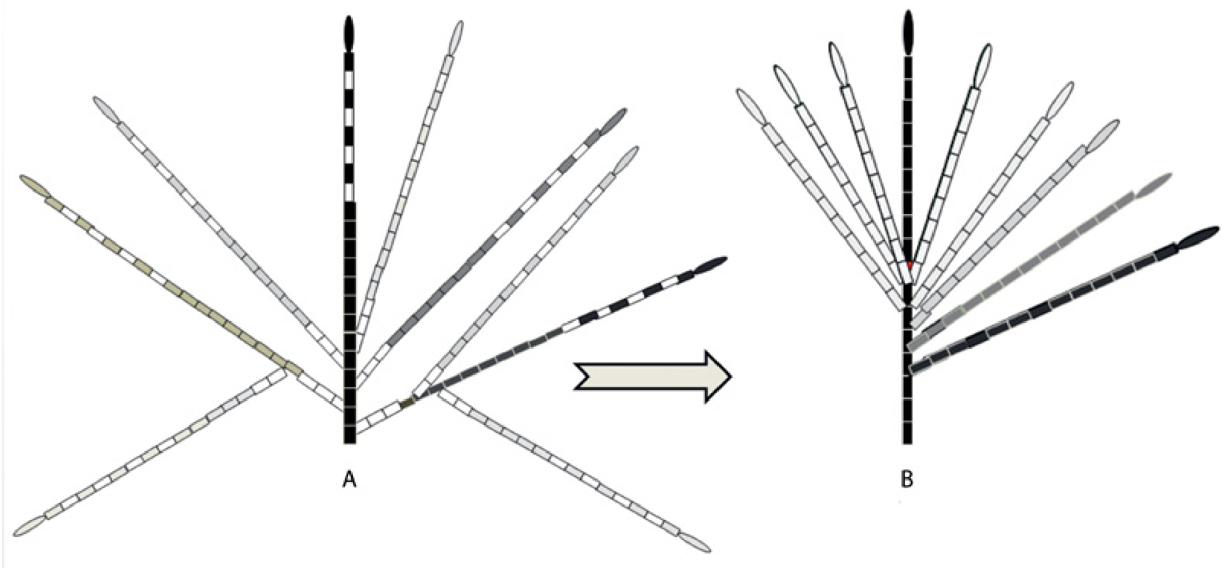



**Figure 12.24.** Schéma de développement des talles du riz (en nombre de 8) pour la structure topologique sélectionnée parmi les plantes observées.

La tige a l'âge physiologique 1 et les talles d'âge physiologique 2 ramifient à l'ordre 2. **a** : structure chronologique, on observe un retard à la ramification de 3 CD à la base de chaque talle primaire et de 2 CD pour les secondaires. **b** : structure topologique réduite, on simplifie l'automate botanique en collant les talles qui naissent en même temps directement sur la tige au rang *ad hoc*. Les figures **a** et **b** produisent le même développement et la même croissance et ont donc les mêmes séries organiques. La structure de la figure **b** est plus facile à manipuler

## Schéma de croissance

Les particularités des graminées sont d'avoir des durées d'expansion d'organes très courtes (1 à 3 CD). La particularité de l'étude du riz est de prendre en compte le phénomène de remobilisation de la biomasse, phénomène courant chez les graminées. Passée leur période d'expansion, les organes se vident en partie dans le pool commun, ce qui va permettre la croissance des épis, en relais de la photosynthèse qui décroit avec la sénescence des feuilles. Ainsi, chaque organe est doté d'un poids maximum $q_{max}$, d'un temps de fonctionnement $t_f$ supérieur à la durée d'expansion $t_x$ avec ($t_f > t_x$) pendant lequel il ne perd pas de poids et d'un coefficient de remobilisation $k_m$ avec ($0 < k_m < 1$). Au-delà de $t_f$ CD, les organes perdent du poids. La fraction $k_f$ avec ($0 < k_f < 1$) de biomasse perdue est une donnée empirique mesurée après la fin de la remobilisation. Le paramètre $k_m$ exprime la rapidité avec laquelle l'organe se vide.

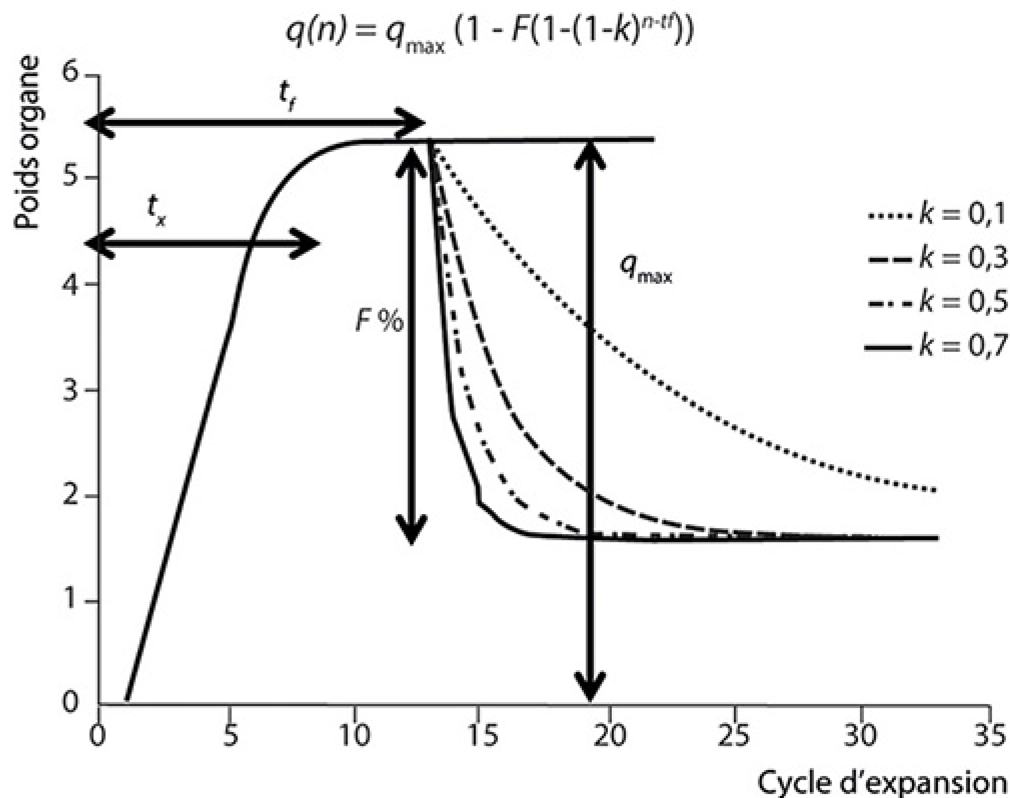



**Figure 12.25.** Schéma de croissance du riz, fonction de remobilisation de la biomasse d'un organe.

Passée sa période d'expansion $t_x$ l'organe conserve son poids maximum $q_{max}$ jusqu'à la fin de son temps de fonctionnement $t_f$. Il perd alors une fraction de son poids $k_f$, pourcentage plus ou moins rapidement selon la valeur du coefficient de remobilisation $k$.

On modélise la remobilisation par la fonction :

$$q(n) = q_{max} \cdot (1 - k_f \cdot (1 - (1 - k_m)^{n-tf}))$$

Seuls les paramètres $k_m$ des organes considérés sont à estimer par méthode inverse ; les autres sont mesurés empiriquement. À la fin de la remobilisation, on peut en effet peser l'organe et en déduire $k_f$. La figure 12.25 montre la forme de variation la fonction.

## Établissement des séries organiques

Chacun des deux âges physiologiques, correspondant à la figure 12.24, possède 4 séries organiques : limbe, gaine, entrenœud et épi terminal. Les mesures sont exprimées en poids sec. Le système racinaire n'est pas pris en

compte, il est supposé rester dans une proportion constante avec le poids de la plante.

## Estimation des paramètres du modèle

La calibration est multi-stades de développement (7, 10, 12, 15, 18, 21, 29 CD). Seul le stade 18 CD est analysé avec les séries organiques qui permettent de capturer les fonctions de variations de puits. Les autres stades sont analysés avec les compartiments d'organes qui permettent d'établir la bonne constance des paramètres sources-puits pendant la croissance et d'estimer les paramètres de la remobilisation.

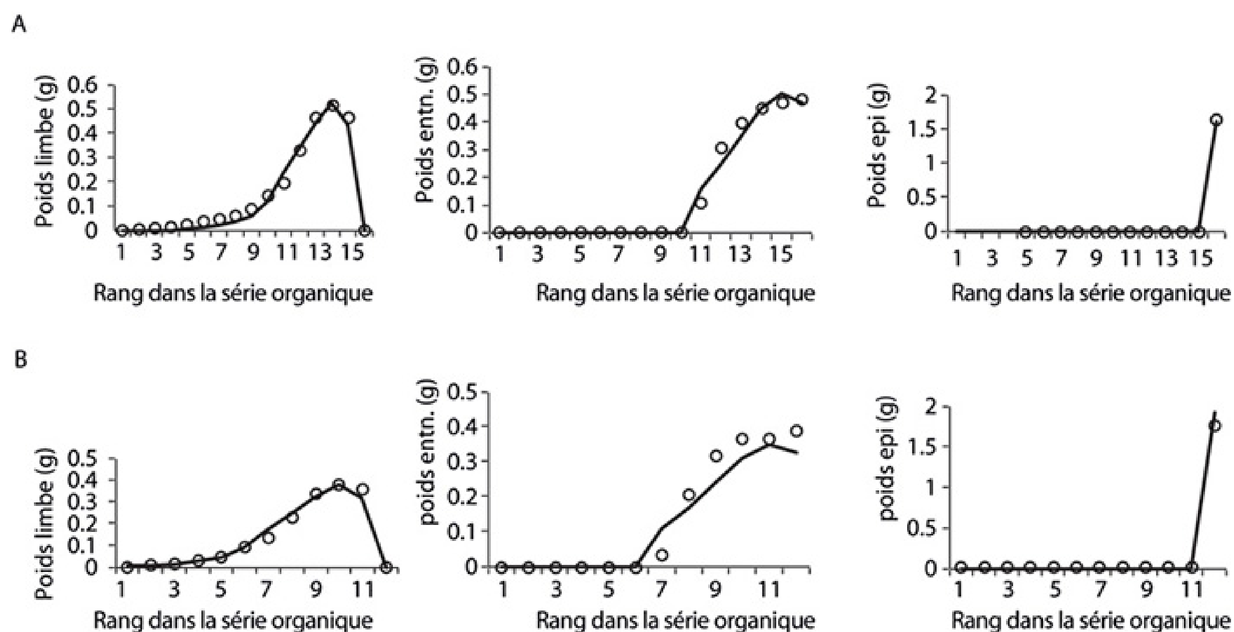



**Figure 12.26.** Ajustements obtenus par l'estimation des paramètres sources-puits de GreenLab, des séries organiques observées (points) et calculées (traits) de la tige **a** et des différentes talles de riz **b** (logiciel Gloups).

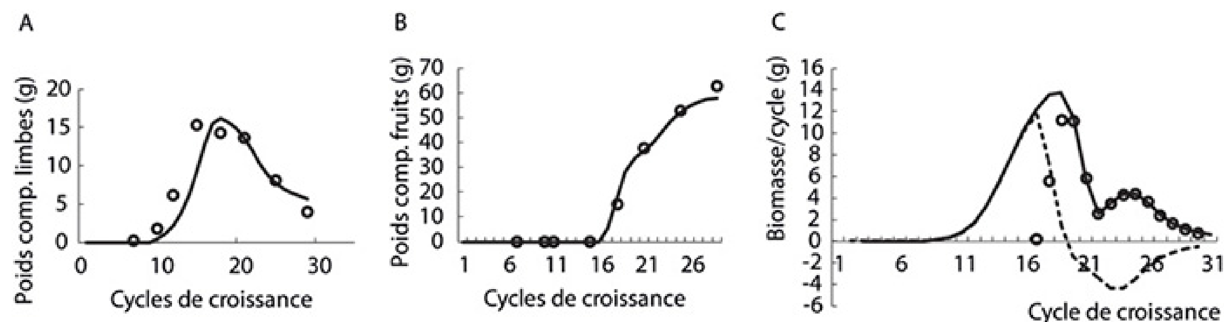


**Figure 12.27.** Ajustements en fonction de l'âge en cycles des compartiments d'organes observés (points) et calculées (traits) en tenant compte de la remobilisation, pendant la croissance.

Après une croissance qui atteint un maximum, les compartiments végétatifs remobilisent leur biomasse qui est assimilée par l'épi. **a** : évolution du compartiment limbe montrant la remobilisation. Les autres compartiments (gaines et entrenœuds) ont une évolution similaire. **b** : évolution du compartiment épi, montrant son remplissage après l'épiaison. **c** : accroissement en biomasse par cycle. La ligne représente la biomasse qui entre dans la plante. Les tirets la biomasse qui va aux limbes, gaines et entrenœuds. À la remobilisation elle prend une valeur négative. Les (○) représentent la biomasse qui va dans l'épi. On remarque le gain du à la remobilisation qui prend le relais de la photosynthèse.

### Paramètres mesurés empiriquement

Les paramètres mesurés empiriquement sont les allométries, les durées d'expansion (de 1 à 3 CD pour les feuilles), etc. Le coefficient d'extinction de la lumière *k*, intervenant dans la loi de Beer, est estimé à : $k = 0{,}65$, les feuilles ayant un port dressé. Les pourcentages de biomasse remobilisée par les limbes, les gaines et les entrenœuds observé valent respectivement ($k_f$ = 0,75, 0,75, 0,2). Les limbes et les gaines perdent donc beaucoup de poids et les entrenœuds peu.

### Paramètres calculés selon une calibration multi-stades

On dispose de 7 stades de mesures qui produisent 150 poids d'organes ou de compartiments à ajuster simultanément pendant le processus de croissance. Les paramètres qui sont tous identifiés par les MCP sont au nombre de 16 (7 puits, 4 variations de puits, la résistance *r*, la surface *Sp* et 3 coefficients $k_m$ de remobilisation pour la limbe, la gaine, l'entrenœud). La bonne qualité des ajustements sur le stade 18 CD des séries organiques peut être appréciée sur la figure 12.27. On assiste à la remobilisation au-delà de ce stade. En fin de croissance, les organes végétatifs se vident dans le pool commun pour alimenter les épis naissants.

La figure 12.27a permet de constater l'adéquation entre la biomasse produite et celle observée aux différents stades de croissance et par compartiments en prenant en compte la remobilisation. On ne représente que les compartiments du limbe et de l'épi. La perte de poids progressive des compartiments limbe et gaine atteint 75 %. Les entrenœuds en perdent peu (20 %). En figure 12.27b, le poids des épis est redevable à 50 % à ce

phénomène qui prend la photosynthèse en relais. En figure 12.27c, on voit la biomasse totale produite par cycle et les gains obtenus par les compartiments végétatifs (feuilles et entrenœuds) et de l'épi.

## Simulation de la croissance et de l'architecture du riz

Les paramètres estimés du fonctionnement des méristèmes et des organes, permettent de simuler la croissance et l'architecture du riz. Au début, seules les feuilles et les gaines sont visibles. Les entrenœuds n'entrent en expansion qu'à partir du cycle 11. Les feuilles les plus grandes se situent sous l'épi, ce qui est du à la courte durée de l'expansion de ces organes associé à l'effet *Q/D*. En prenant en compte les formes et les allométries des organes le logiciel Digiplante simule de façon réaliste la croissance et l'architecture du riz (figure 12.28). Une étude sur le blé (Kang *et al.*, 2008), autre graminée, a donné des résultats très similaires qualitativement.

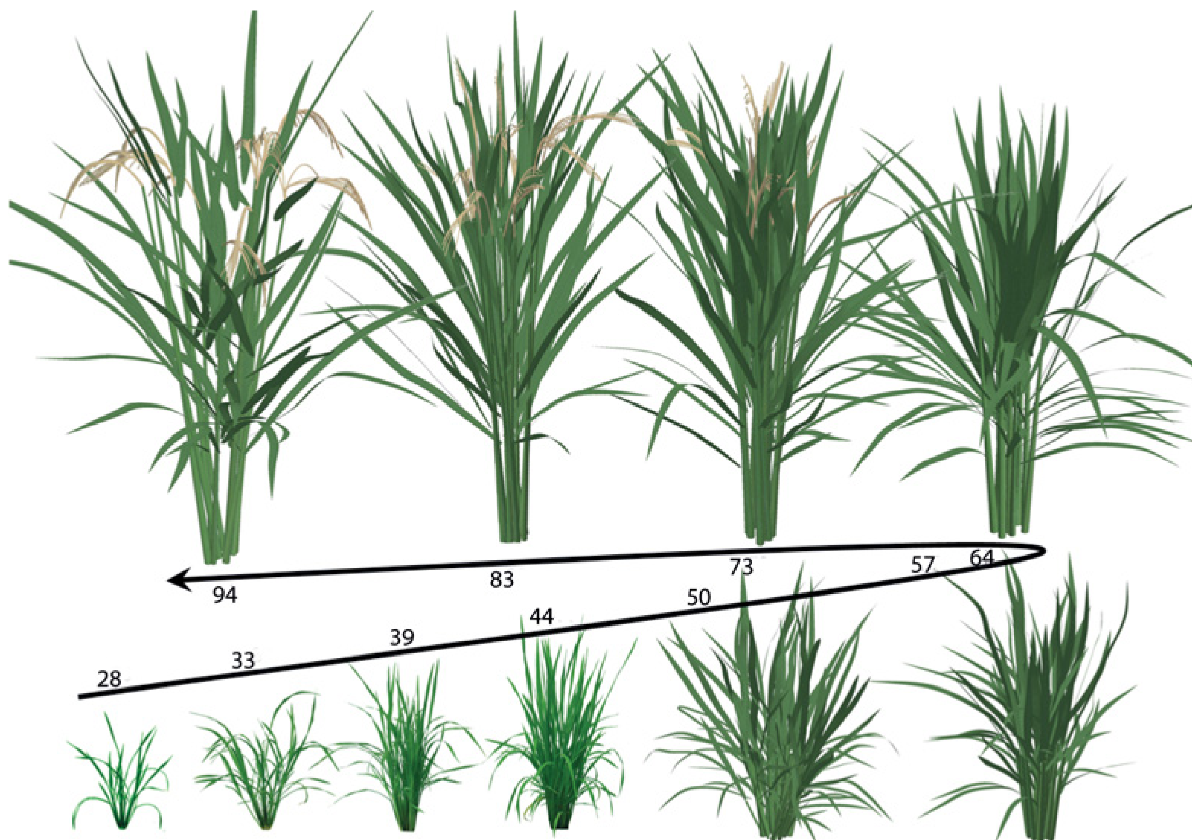



**Figure 12.28.** Simulation de la croissance et de l'architecture du riz par le logiciel Digiplante, à partir des paramètres sources-puits calibrés sur les observations.

Les cycles ont été retransformés en jours après semi (travaux de BangYou Zheng).

## Étude du cotonnier

L'étude sur le cotonnier a été conduite par Dong Li (CAU).

### Description de la plante

Le cotonnier est une plante ligneuse cultivée comme une culture annuelle. Il y a trois types d'axes (ou âges physiologiques) : la tige principale, les branches végétatives et les branches fructifères. Les branches fructifères qui apparaissent après les branches végétatives sont composées d'une série de modules à floraison terminale qui se relaient. Le développement du cotonnier a été décrit dans son aspect stochastique sur une variété cultivée au Cirad à Montpellier. Pour l'expérimentation en Chine à la CAU, les méthodes d'estimation des paramètres sources-puits, dans le cas stochastique, n'étaient pas encore disponibles. Le travail a été simplifié avec la notion de plante moyenne (chapitre 11). Elle s'obtient en remplaçant les paramètres de Bernoulli par des rapports de rythme de même valeur. Cette transformation introduit évidemment un biais dans les profils des séries organiques mais l'approximation est acceptable si les axes ne sont pas trop développés.

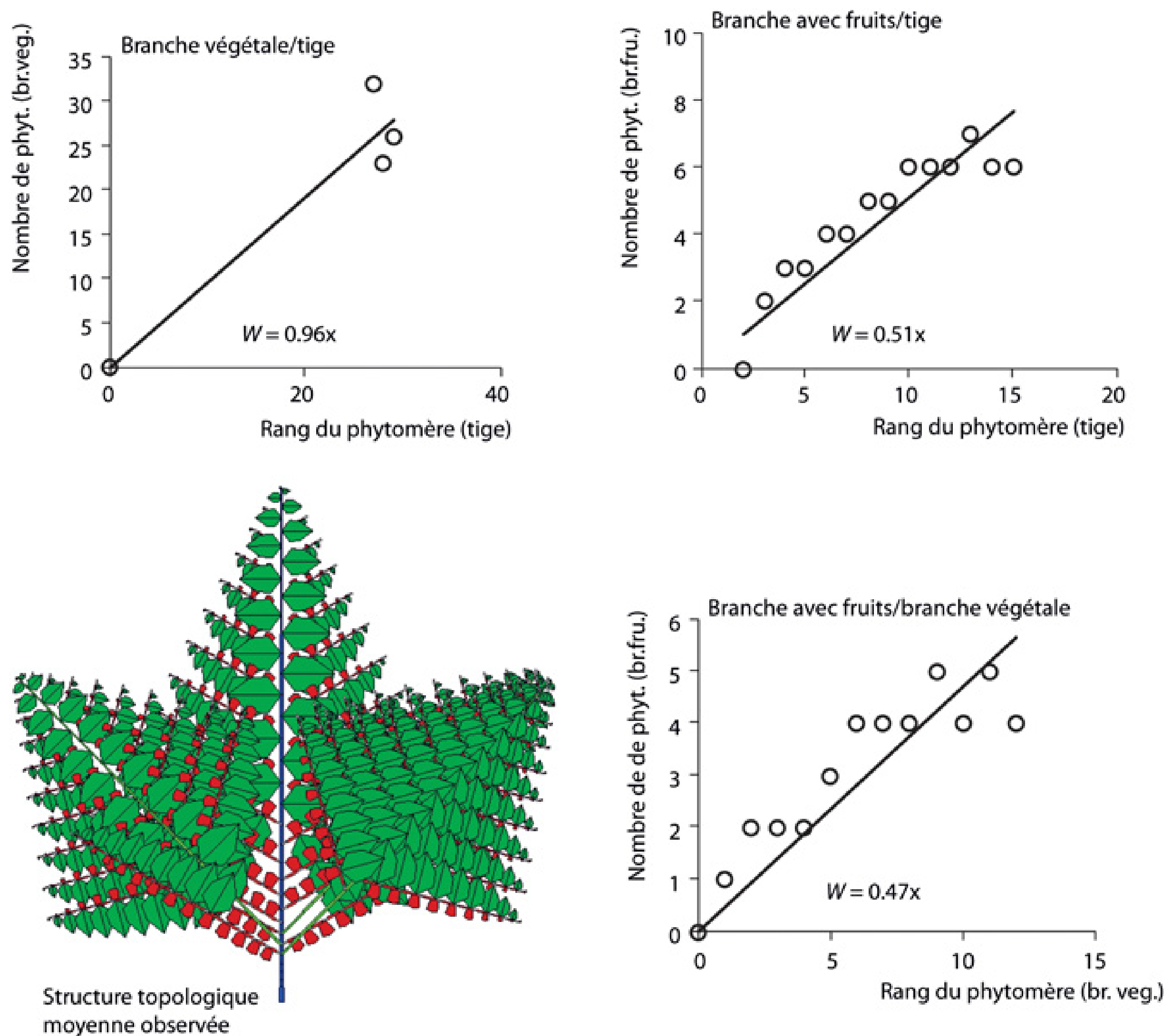



**Figure 12.29.** Rapports de rythme branche végétative/tige, branche fructifère/tige, branche fructifère/branche végétative chez le cotonnier (d'après Dong Li, CAU).

L'aspect stochastique du développement est manifeste par la dispersion des points, mais la tendance linéaire forte, permet de simplifier le développement en un simple rapport de rythme (*w* = 1 branche végétative/tige, *w* = 0,5 branche fructifère/tige). Dans cet exemple, il y a trois branches végétatives qui sont en fait des réitérations à la base de la tige. On distingue l'emplacement des 3 branches végétatives sur la tige et celle des fruits sur les branches fructifères. Les feuilles mortes sont tombées.

Ceci permet d'analyser des plantes individuelles comme des plantes à développement déterministes. Un masque est appliqué à l'automate botanique pour supprimer les branches absentes dans la structure topologique observée.

## Données des observations

Le dispositif de plantation correspond à des écartements de 60 cm × 60 cm entre plantes. Les observations ont portées sur un seul cotonnier complet avec ses branches végétatives et fructifères, pour un seul stade terminal de développement.

## Schéma de développement

Le cotonnier analysé portait une branche végétative sur les phytomères de rang 5, 6, 7 de la tige et une branche fructifère sur chaque phytomère de la tige et des branches végétatives à partir du rang 5. Les phytomères 5, 6, 7 portent donc deux types d'axes différents. La figure 12.29 montre les relations entre les nombres de phytomères des différents axes ramifiés selon le rang sur l'axe porteur. Le bruit dans les données est considéré comme suffisamment faible pour autoriser de travailler sur la plante moyenne. On note un rapport de rythme moyen $w = 1$ entre branche végétative et tige et $w = 0,5$ entre branche fructifère et tige ou branche végétative. Le rapport de rythme de la variété asiatique ($w = 0,5$) est deux fois plus fort que celui de la variété méditerranéenne.

## Schéma de croissance

La croissance et le développement des axes sont synchrones. L'expansion des organes créés est immédiate. Comme le cotonnier est un arbuste, la croissance secondaire est présente (chapitre 8). À chaque cycle de croissance, une proportion de la biomasse produite est allouée au compartiment cerne selon la valeur du puits de l'élément de cernes $p_c$ multipliée par le nombre de feuilles actives. Cette quantité $Qc$ est ensuite répartie le long des entrenœuds de l'arbre pour reconstituer les cernes selon deux modes de répartition en proportions $\lambda$ et $1 - \lambda$ qui sont estimées par méthode inverse dans l'ajustement des séries organiques.

## Établissement des séries organiques

Les mesures sont exprimées en poids frais. Il y a trois âges physiologiques et donc trois types d'axes (tige, branche végétative, branche fructifère). Chaque type d'axe a trois séries organiques avec les limbes, les pétioles, les

entrenœuds. Les axes d'âge physiologique 3 qui sont fructifères portent en plus des séries de capsules qui sont les fruits du cotonnier.

## Estimation des paramètres du modèle

**Tableau 12.6.** Paramètres sources-puits du cotonnier.

| **Organe** | **Puits tige** | **Puits branche végétative** | **Puits branche fructifère** | **Variations puits** |
|---|---|---|---|---|
| Limbe | 1 | 0,91 | 0,65 | 3,15 et 5 |
| Pétiole | 0,27 | 0,24 | 0,20 | 2,31 et 5 |
| Entrenœuds | 0,61 | 0,41 | 0,28 | 1,86 et 5 |
| Fruits | 0 | 0 | 4,0 | 6,52 et 5 |
| Croissance secondaire | 0,17 et 0,14 | | | |
| *r* | 24,1 | | | |
| *Sp* | 20700 | | | |
| *Q*0 | 5 | | | |

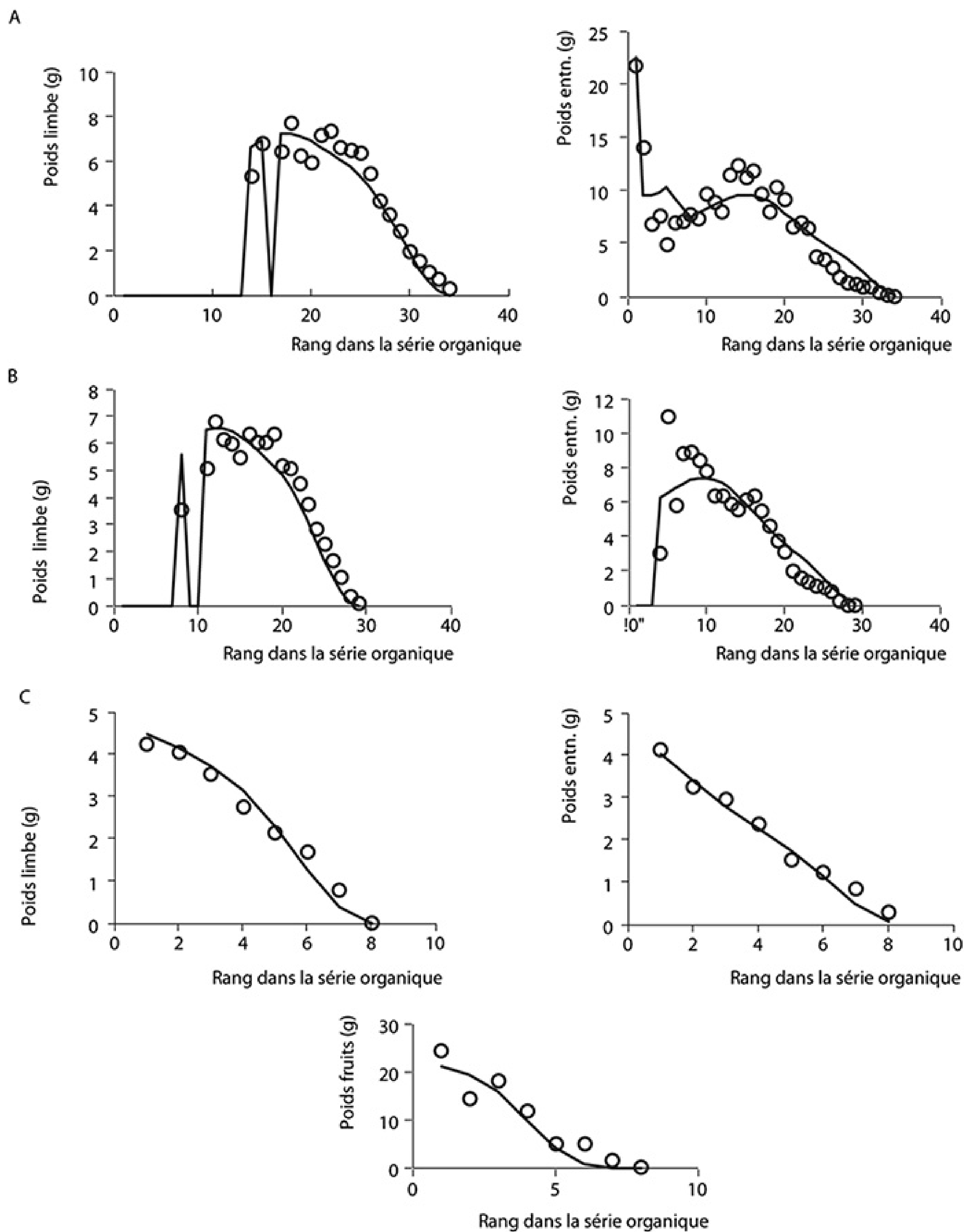



**Figure 12.30.** Ajustements obtenus par l'estimation des paramètres sources-puits de GreenLab, des séries organiques observées (points) et calculées (traits) de la tige,

des branches végétatives et des branches fructifères du cotonnier (seuls ses derniers portent des fruits (logiciel Gloups).

Il y a en tout 10 séries organiques. Celles des pétioles ne figurent pas sur cette figure, elles sont en fait très semblables à celles des feuilles, car le rapport limbe/pétiole est quasi constant (≈ 0,27).

### Paramètres mesurés empiriquement

Les allométries, les durées de fonctionnement et d'expansion des organes sont estimés à partir des observations. La durée de fonctionnement des feuilles est fixée à 20 CD, la durée d'expansion des feuilles (limbes et pétioles) à 15 CD, celle des entrenœuds à 8 CD, et celle des fruits à 15 CD. La valeur $Q0$ de la graine est estimée empiriquement à 5 g. Le deuxième paramètre des lois bêta des variations de puits fixé à 5. L'épaisseur de la feuille qui correspond au poids spécifique (rapport surface/poids) est estimé à : $\varepsilon = 0{,}03$ g/cm$^2$.

### Paramètres estimés selon un unique stade de croissance

On estime 17 paramètres sources-puits à partir des 10 séries organiques observables qui représentent environ 200 poids frais individuels d'organes à ajuster. L'automate botanique de la plante moyenne produit 34 phytomères pour la tige, 84 phytomères pour les branches végétatives, 594 phytomères pour les branches fructifères.

La figure 12.30 montre la bonne qualité des ajustements des séries. Les forces de puits décroissent avec l'âge physiologique. La surface de production $Sp$ est estimée à une valeur qui correspond assez bien à la densité de plantation. La croissance secondaire est caractérisée par son puits $p_c = 0{,}17$ et son coefficient de répartition $\lambda = 0{,}14$ dont la valeur faible indique que les feuilles diffusent la biomasse dans les cernes de toute l'architecture directement à 86 %. Seule 14 % de la biomasse suit la loi de Pressler (chapitre 8).

## Simulation de l'architecture du cotonnier

Les paramètres du développement et de la croissance permettent de simuler l'architecture 3D du cotonnier dont on représente la plante moyenne (figure 12.31).



**Figure 12.31.** Simulation de la croissance et de l'architecture du cotonnier.

La simulation reproduit exactement la plante étudiée avec 3 branches végétatives portée par les rangs 5, 6, 7 de la tige (logiciel Gloups).

## Étude du caféier

L'étude a été réalisée en Côte d'Ivoire par Sélastique Akaffou dans une collection de caféiers où les plantes font l'objet de répétitions. Elle a également impliqué des partenaires de l'École centrale et de l'IRD (Letort *et al.*, 2012).

### Description de la plante

Le caféier est une plante ligneuse arbustive dont le développement est stochastique (chapitre 2 et ce chapitre) et la croissance continue. L'arbuste offre trois types de séries organiques stochastiques (les feuilles et les entrenœuds et les fruits). L'architecture suit le modèle architectural de Roux : la tige est orthotrope et chaque phytomère porte deux feuilles et potentiellement deux branches plagiotropes. Il y a donc deux âges physiologiques. Au stade jeune, il n'y a ni mortalité ni floraison. On observe la mise en place progressive de la ramification à partir de la base du tronc. Le caféier est une plante idéale pour étudier l'activité stochastique des méristèmes (développement, viabilité, ramification).

### Données des observations

Ici on s'intéresse à l'architecture de 14 jeunes *Coffea pseudozanguebarie* de même âge et cultivés dans les mêmes conditions en champ. Sans mortalité, il n'y a que 4 séries organiques : celles des feuilles et des entrenœuds de la tige et leurs homologues des branches. Les organes sont mesurés en poids sec

### Schéma de développement

Le développement du caféier a été étudié en détail au chapitres deux et au début de celui-ci, mais sans lien avec la croissance. Sur ce type d'arbuste l'expansion des phytomères suit immédiatement leur création. L'aspect stochastique est manifeste sur le relevé des cimes observées (figure 12.32). Cela se traduit par des nombres de phytomères variables à un rang *K* sous le sommet de la tige (figure 12.33a).

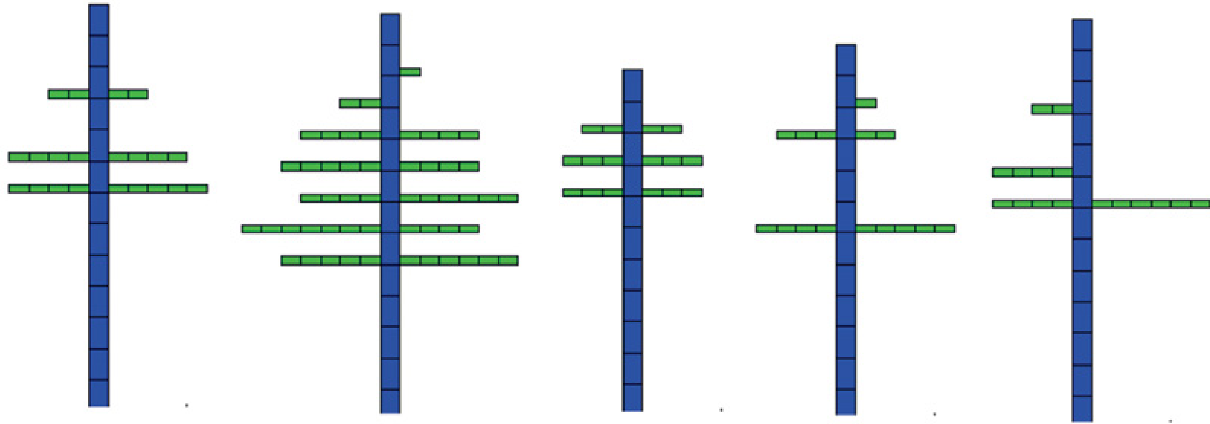


**Figure 12.32.** Cinq affichages de cimes de jeunes caféiers, *C. pseudozanguebarie* parmi les quatorze retenus.

L'aspect stochastique du développement est visible sur la longueur des branches (processus de Bernoulli) et sur l'évolution du taux de ramification le long de la tige.

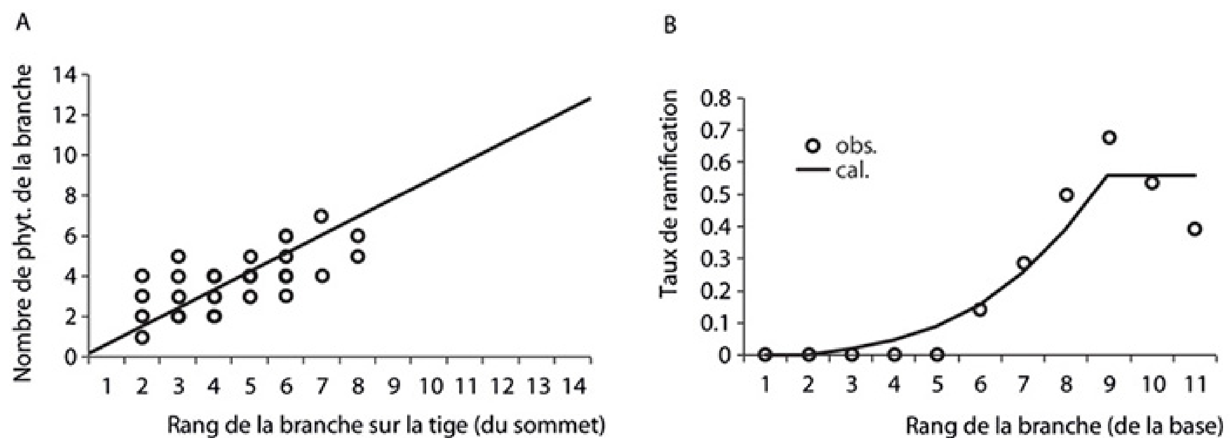



**Figure 12.33.** Analyse statistique des cimes.

**a** : nombre de phytomères des branches en fonction de leur rang d'insertion sur la tige sous le sommet. La pente de la droite vaut : $r = w \cdot b_2 / b_1$. **b** : évolution du taux de ramification à partir de la base de la tige.

La ramification est immédiate mais il y a une proportion de bourgeons axillaires qui restent dormants. Un effet de base est observé dont le résultat est une augmentation progressive du taux de ramification sur la tige, pour arriver à une stabilisation (figure 12.33b). Ceci est modélisé selon la méthode du chapitre 2, par la fonction $a_i$ ou $i$ est la position sur la tige.

On obtient : $a_i = 0{,}62 \cdot \left(\frac{i}{9}\right)^{3{,}45},\ i <= 9 \quad a_i = 0{,}62\ \ si \quad i > 9.$

Après les 9 premiers phytomères le taux de ramification se stabilise à la valeur 0,62.

L'analyse des cimes donnent les valeurs des paramètres de Bernoulli et du rapport de rythme entre la tige et les rameaux : $b_1 = 0{,}8$ ; $b_2 = 0{,}9$ ; $w = 0{,}75$.

Ces valeurs qui décrivent numériquement l'activité des méristèmes à chaque CD permettent de simuler le développement stochastique et de calculer la structure potentielle du caféier. La probabilité d'existence d'un phytomère sur le tronc est $b_1$ La probabilité d'existence d'un phytomère sur une branche est : $a_i \cdot b_1 \cdot w \cdot b_2$. ($w$ prend la valeur 1 ou 0 selon la valeur prise à l'intérieur de la suite périodique engendrée par le rapport de rythme).

## Établissement des séries organiques

Il y a quatre types de séries organiques (feuilles et entrenœuds des tiges et des rameaux). Les moyennes des poids secs des organes selon leur rang et le type d'axe à partir du sommet de l'axe porteur, sont calculées. Les phytomères situés au même rang sous les apex des axes proviennent d'une même distribution binomiale négative (chapitre 6). Les séries organiques observées sont ajustées à leurs homologues extraites par calcul de la structure potentielle selon la méthode du chapitre 11.

## Estimation des paramètres du modèle

Celle-ci est ici mono-stade de développement sur 16 cycles.

### Paramètres mesurés empiriquement

Les allométries et les temps de fonctionnement sont estimés empiriquement sur les plantes.

Le temps de fonctionnement des feuilles est de 12 CD. Les temps d'expansion respectifs des feuilles et des entrenœuds sont respectivement de 4 et 3 CD. Le poids spécifique (épaisseur de la feuille est $\varepsilon = 0{,}016$ g/cm$^2$.

### Paramètres identifiés selon un stade de croissance unique

On peut identifier 7 paramètres à partir des quatre séries organiques.

Les autres doivent être fixés empiriquement. Ainsi la surface de production moyenne ressentie par la plante n'est pas calculable car le stade de développement est jeune et toutes les feuilles voient la lumière. *Sp* est donc fixé à une grande valeur : *Sp* = 100000 (c'est la croissance libre, chapitre 5).

En revanche, le poids de la graine *Q*0 est estimé facilement car en croissance libre le poids de la plante est proportionnel au poids de la graine. Il y a une croissance secondaire des entrenœuds visible sur les tiges et les branches.

Pour les coefficients des lois bêta pour la variation des puits des feuilles, on doit fixer empiriquement le deuxième à $B_{a2} = 5$. Il n'est pas possible de calculer la variation des puits des entrenœuds et on le considère comme constant (ce qui correspond à $B_{e1} = 1$ et $B_{e2} = 1$). Ceci est dû au fait que les temps d'expansion sont courts respectivement 4 et 3 CD, pour les feuilles et les entrenœuds, et les lois bêta n'ont pas assez de durée pour être estimées efficacement.

**Tableau 12.7.** Paramètres sources-puits du caféier.

| **Organe** | **Puits tige** | **Puits branche** | **Variation $B_{o1}$** | **Variation $B_{o2}$** |
|---|---|---|---|---|
| Limbe | 1 | 0,67 | 1,03 | 5 |
| Entrenœud | 0,26 | 0,19 | 1 | 1 |
| Croissance secondaire. | 0,07 | | | |
| *r* | 451 | | | |
| *Sp* | 100000 | | | |
| *Q*0 | 0,87 | | | |

La figure 12.34 montre que les séries organiques observées sur les tiges et les branches sont correctement ajustées par le modèle GreenLab.

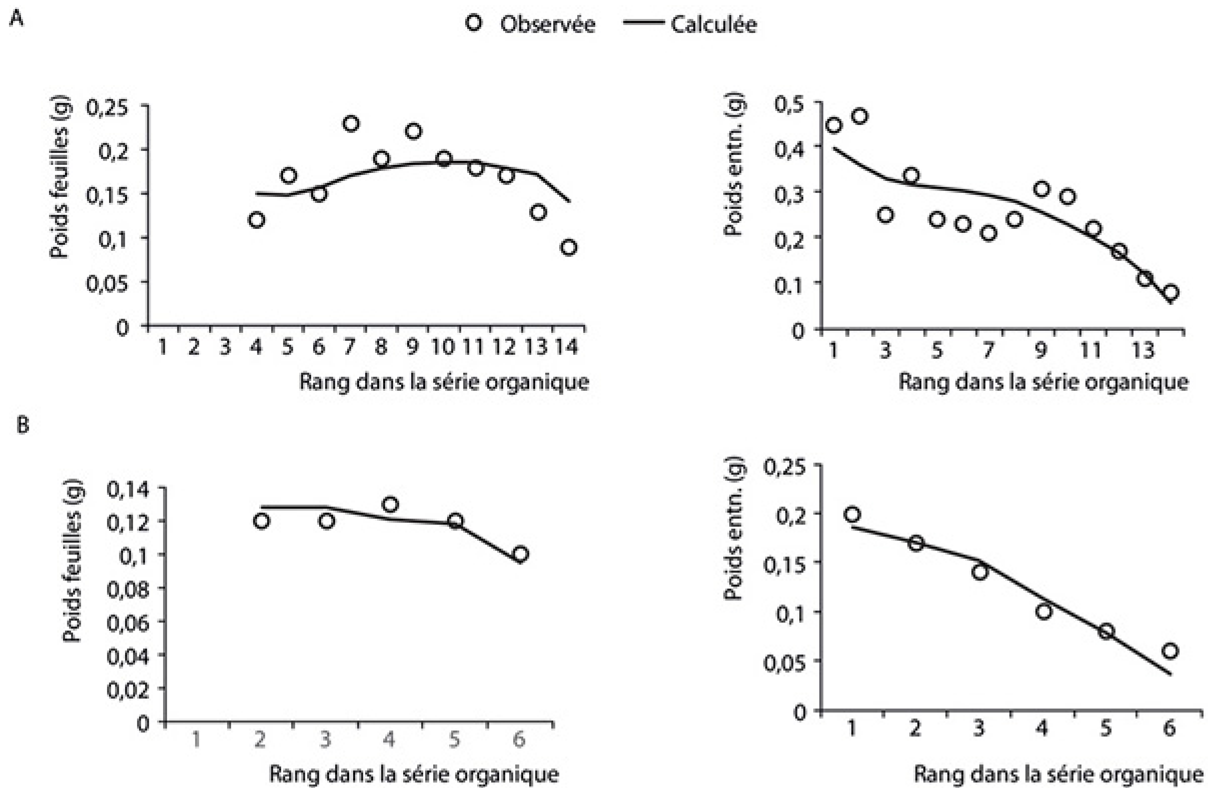



**Figure 12.34.** Ajustement du caféier à 16 cycles de développement.

**a** : séries organiques sur les tiges des feuilles et des entrenœuds. **b** : séries organiques sur les branches des feuilles et des entrenœuds.

## Simulation de la croissance et de l'architecture du caféier

La calibration du modèle fournit les valeurs numériques des paramètres du développement et des relations sources-puits, ce qui permet de simuler la croissance et l'architecture stochastique des caféiers (figure 12.35).

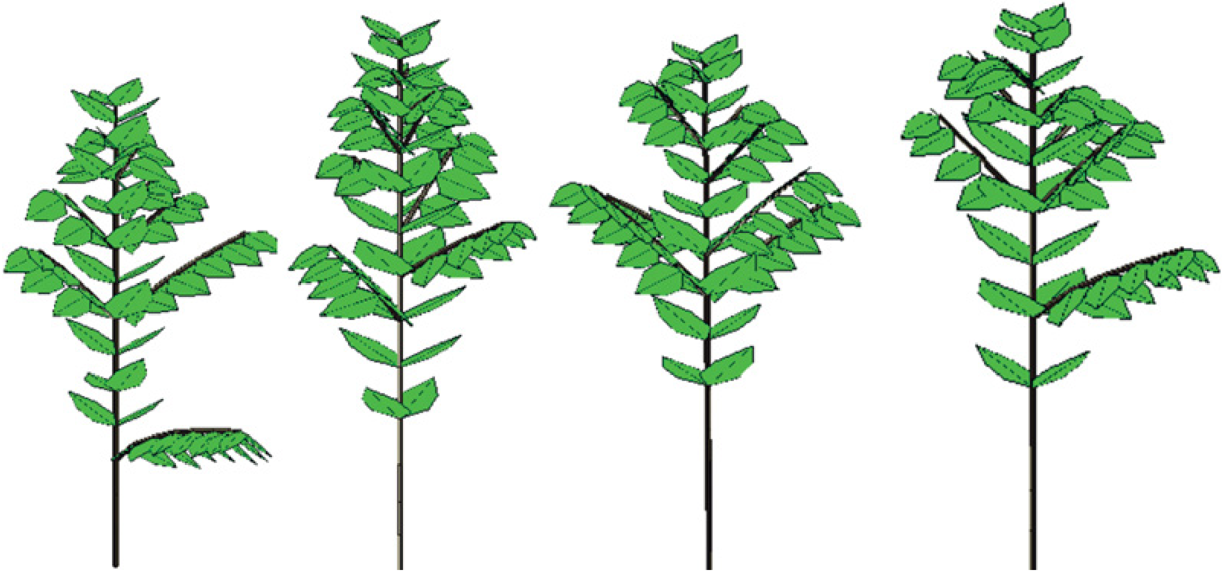


**Figure 12.35.** Quatre simulations aléatoires 3D de petits caféiers *pseudozanguebarie* avec le logiciel Gloups.

Les paramètres de l'activité stochastique des méristèmes ont été calculés à partir de l'analyse des cimes et les paramètres sources-puits à partir de l'analyse des séries organiques provenant de 14 plantes issues d'un champ en Côte d'Ivoire (S. Akaffou).

### Remarque

Tous les caféiers sont bâtis sur le même modèle architectural de développement. Celui-ci montre néanmoins une grande plasticité en croissance d'une espèce à l'autre. Ainsi, le caféier *liberica* a de grands phytomères, ramifie peu et présente un développement lent. Le caféier *racemosa* a au contraire de petits phytomères, un développement rapide, et ramifie beaucoup. Si le cycle de développement garde la même définition, il correspond à des durées calendaires très différentes dans la mise en place de l'architecture.

## Étude du cresson de Para ou cresson de Madagascar (*Spilanthes oleracea*)

Ce travail fut mené dans le cadre du doctorat de Marie-Élodie Vavitsara (université de Mahajanga ; Vavitsara, 2014). Le *Spilanthes* est une herbacée cultivée de Madagascar. Elle est utilisée comme légume pour la consommation.

## Description de la plante

Le phytomère de base produit un entrenœud, deux feuilles et potentiellement deux rameaux, jusqu'à l'ordre trois. Le développement est stochastique et continu, la tige est courte et les rameaux s'étalent. Tous les axes se terminent par une fleur terminale. La floraison de la tige force celle des rameaux qui n'ont pas encore fleuri, ce qui montre une dépendance liée à l'âge ontogénique des méristèmes (chapitre 7) et la croissance des rameaux est retardée par rapport au schéma de développement selon l'acropétalie (figure 12.36).



**Figure 12.36.** Dessins botaniques illustrant le développement du *Spilanthes*.

Après la mise en place des premiers phytomères de la tige, on observe la floraison apicale, suivie de l'expansion simultanée des rameaux préformés (dessin S. Sabatier, Cirad)

## Données des observations

Les plantes ont été cultivées en pots suffisamment gros et espacés pour éviter des stress, et 65 plantes ont été retenues. Tous les 15 jours, 5 plantes furent sacrifiées pour les suivis de croissance. Les mesures ont été effectuées en biomasse fraiche. À cause de l'expansion retardée des branches, les séries organiques simples n'y sont pas observables. Les organes ont été regroupés en compartiments par branche. Il y a donc deux types de séries organiques sur la tige : les séries organiques simples (organes) et les séries organiques composées (branches).

### Schéma de développement

Après un stade rosette minimal, la tige s'allonge et met en place des phytomères en petit nombre (6 à 9) à cause de la floraison apicale qui arrête le développement. Dans un deuxième temps, les rameaux latéraux préformés, commencent alors leur expansion à l'ordre 2 avec une acropétalie. Dans un troisième temps, si les conditions le permettent, les rameaux d'ordre 3 préformés commencent à leur tour leur expansion avec une basipétalie. L'aspect stochastique du développement est visible : des branches sont manquantes et les paires de rameaux n'ont pas toujours le même nombre d'entrenœuds.

Les conditions climatiques stables en climat tropical font que le temps calendaire peut être assimilé au temps thermique (en jours).

On peut écrire : nombre de phytomères = 0,14 × nombre de jours (figure 12.37a). Le nombre de phytomères produit pendant le développement suit une distribution, caractérisée par une moyenne et une variance dont on déduit le paramètre du processus de Bernoulli $b_1 = 0.94$ (figure 12.37b).

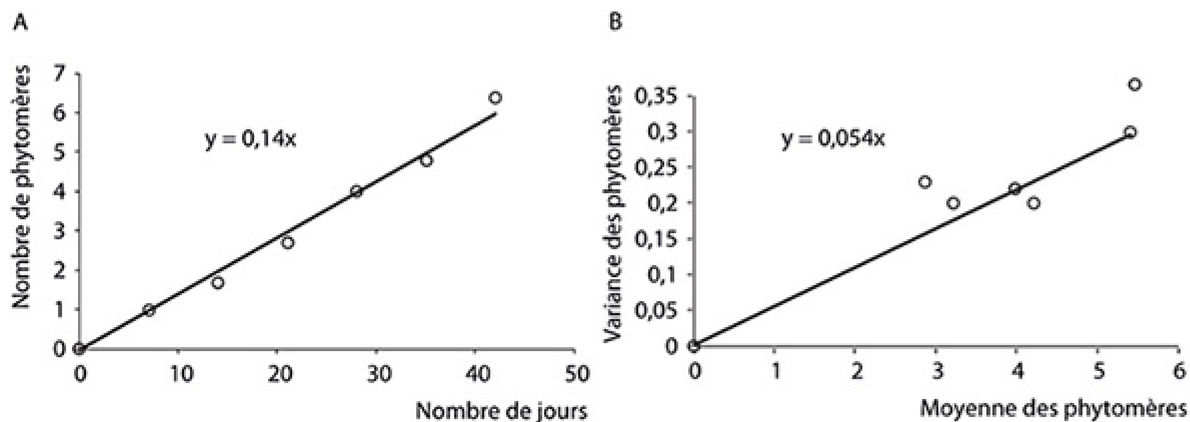



**Figure 12.37.** Schéma de développement du *Spilanthes*.

**a** : liaison linéaire entre le développement de la tige de *Spilanthes* et le nombre de jours.
**b** : liaison linéaire entre la moyenne et la variance du nombre de phytomères de la tige.

Pour transformer les nombres de jours *J* en nombre de cycles, on a : nombre de cycles de développement = (0.14/0.94) × nombre de jours. L'arrêt du développement par la floraison terminale synchrone des axes ne signifie pas l'arrêt de la croissance qui continue encore sur 4 cycles. On affiche ci-dessous le détail de 4 cimes observées parmi les 20 (figure 12.38).

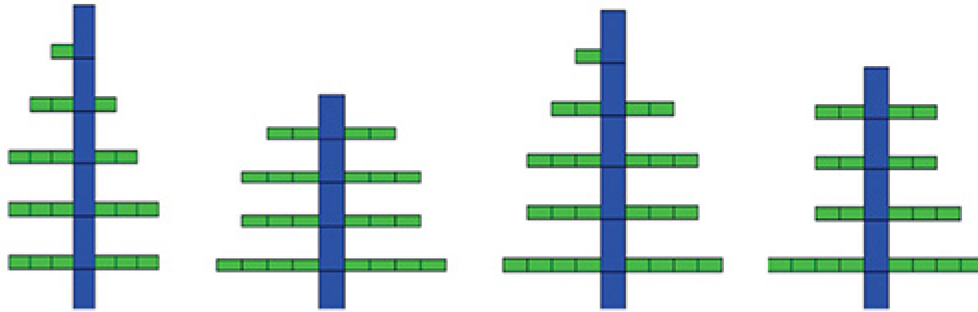


**Figure 12.38.** Détails de 4 cimes de *Spilanthes*, observations des rameaux/ tiges (A2/A1).

L'aspect stochastique des structures est net, les paires de branches n'ont pas toutes le même développement ; certaines branches sont manquantes.

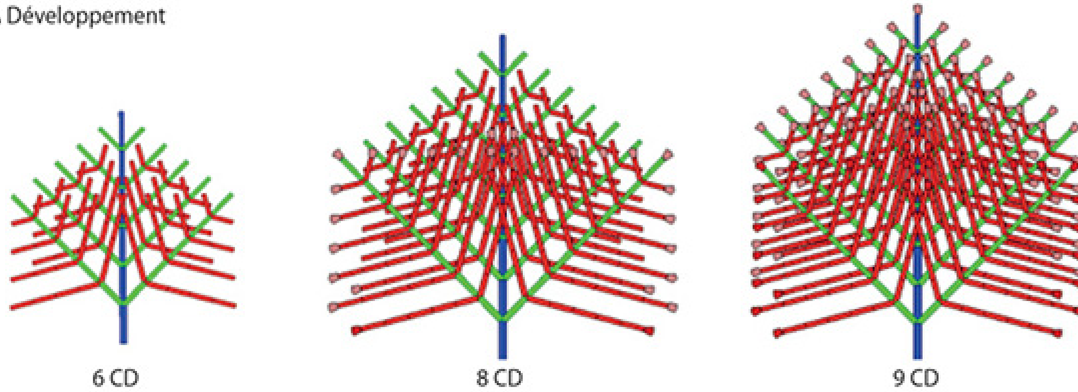
L'aspect du développement stochastique apparaît. Les branches atteignent une limite de leur développement à 7 CD.

L'analyse des cimes fournit un rapport de rythme $w$ = 1, et une valeur $b_1$ = 0,87 et $b_2$ = 0,94 pour les processus de Bernoulli des tiges et des branches. Le paramètre $b_1$ des tiges bénéficiait par ailleurs d'une autre estimation proche par le suivi de développement moyenne variance avec $b_1$ = 0,94.

Le taux de ramification est estimé à la valeur $a_2$ = 0,97 pour chaque méristème axillaire de la tige et ne varie pas le long de la tige.

## Schéma de croissance

Le schéma du développement est simple et la structure potentielle peut donc facilement être établie. Mais la croissance du *Spilanthes* ne suit pas le schéma du développement et est une bonne illustration du modèle acropétale pour les herbacées, exposé au chapitre 7. La complication provient du fait que le début de l'expansion d'un organe n'est pas seulement sous la dépendance de la notion de cohorte, mais aussi de sa position dans la structure.



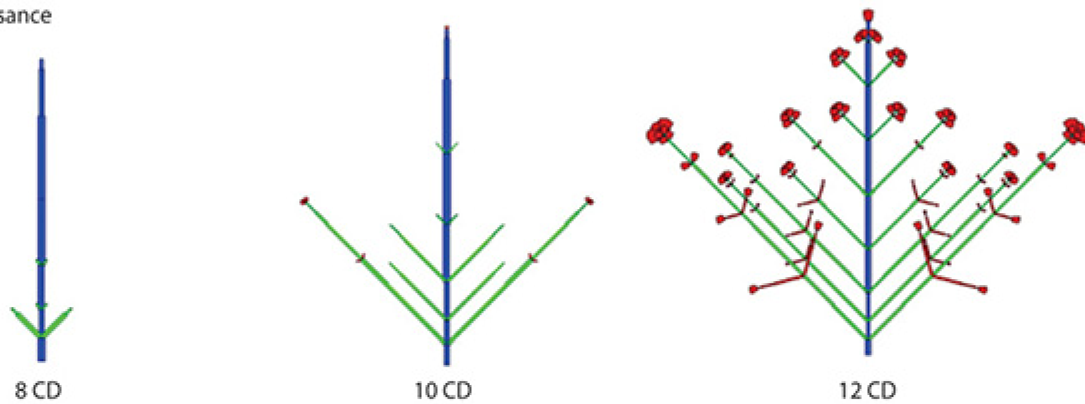




**Figure 12.39.** Structure potentielle du développement et schéma de croissance du *Spilanthes* (logiciel Gloups).

Les feuilles ne sont pas affichées. Au CD 8, encore seulement préformés et embryonnaires, les premiers rameaux fleurissent dans leur terminaison, suivis immédiatement d'une floraison apicale généralisée au CD 9, de tous les axes, ce qui achève le développement. Le schéma de croissance est différent. Ainsi visuellement la tige reste non ramifiée jusqu'au CD 8. La ramification par expansion des branches préformées se propage alors rapidement d'une façon acropétale sur la tige (A1). Sur les A2, les A3 apparaissent de façon basipétale. La simulation est conforme aux schémas botaniques relevés *in situ* de la figure 12.36.

Rappelons les équations, établies au chapitre 7, qui précisent le retard $To_g$ à l'expansion d'un organe selon sa position dans la structure :

$$To_g(i,j,k) = go_2(T_1 - i) + go_3(T_2(i) - j) + go_4(T_3(i,j) - k)$$

$T_1$, $T_2(i)$, $T_3(i,j)$ désignent les durées de développement des axes selon leur ordre de ramification et leurs positions sur l'axe porteur.

Les paramètres *i, j, k* désignent la position du phytomère dans la structure repérée en coordonnées qui donne la distance du parcours (PDG) à la graine jusqu'à l'ordre 3 (chapitre 7). Le retard à l'expansion (exprimé en CD), de l'organe *o* du phytomère lié à sa position est désigné par $To_g(i,j,k)$. Si l'expansion d'un phytomère suit immédiatement sa création, ce retard est nul.

La longueur du chemin en CD qui mène de la base de la plante au phytomère considéré en suivant les ordres de ramifications des rameaux successifs est : $i + j + k$. Le nombre de phytomères des axes de la structure une fois le développement achevé est $T_1$ pour la tige, $T_2(i)$ pour les rameaux d'ordre 2 en position *i* sur la tige, etc. Les paramètres $go_i$ contrôlent l'intensité du retard en fonction de l'ordre de ramification. L'architecture observée de la plante n'exprime donc qu'une partie du développement à un âge donné (figure 12.45).

L'estimation de ces paramètres se fait dans le cas du *Spilanthes* simplement de façon empirique et visuelle, par simulation, de façon à restituer l'aspect des stades de croissance observés sur la plante (figure 12.36).

Si le développement de l'architecture s'arrête après la floraison apicale de la tige, la croissance continue, et les organes préformés dans les structures embryonnaires latérales continuent leur expansion jusqu'à 12 CD. La croissance finit par s'arrêter par suite du flétrissement des feuilles non renouvelées et qui ont une durée de fonctionnement limité. À partir de l'observation de la croissance des feuilles de l'apex à la base de la tige, la durée d'expansion des feuilles est fixée à $t_x = 5$ CD. Elle est considérée comme constante le long de la tige. Les feuilles restent vertes sur la plante jusqu'à la fin de la croissance estimée à 12 CD. La durée de fonctionnement des feuilles est donc $t_a = 12$ CD.

### Établissement des séries organiques

Les mesures sont exprimées en poids frais et en centigrammes. Seuls les organes de la tige bien développés peuvent être pesés individuellement. Sur les branches qui sont en cours d'expansion, certains organes sont encore au stade embryonnaire et il n'est pas possible pratiquement d'établir des séries organiques. De plus les lois de retards à l'expansion, liées à la position dans

la structure, brisent les notions de cohortes d'organes. Les organes de même type d'une branche sont pesés séparément par compartiments (feuilles, entrenœuds, fruits) en fonction du rang de la ramification qui les porte le long de la tige. On obtient ainsi des séries organiques « composées ».

Cinq stades de croissance ont été retenus pour effectuer les mesures (CD : 4, 6, 8, 10, 12). À chaque stade cinq plantes ont été récoltées pour mesurer le poids frais des organes dans les séries organiques simples et composées dont on calcule les moyennes et qui ont été constituées de façon à servir de cible pour l'estimation des paramètres.

## Estimation des paramètres du modèle

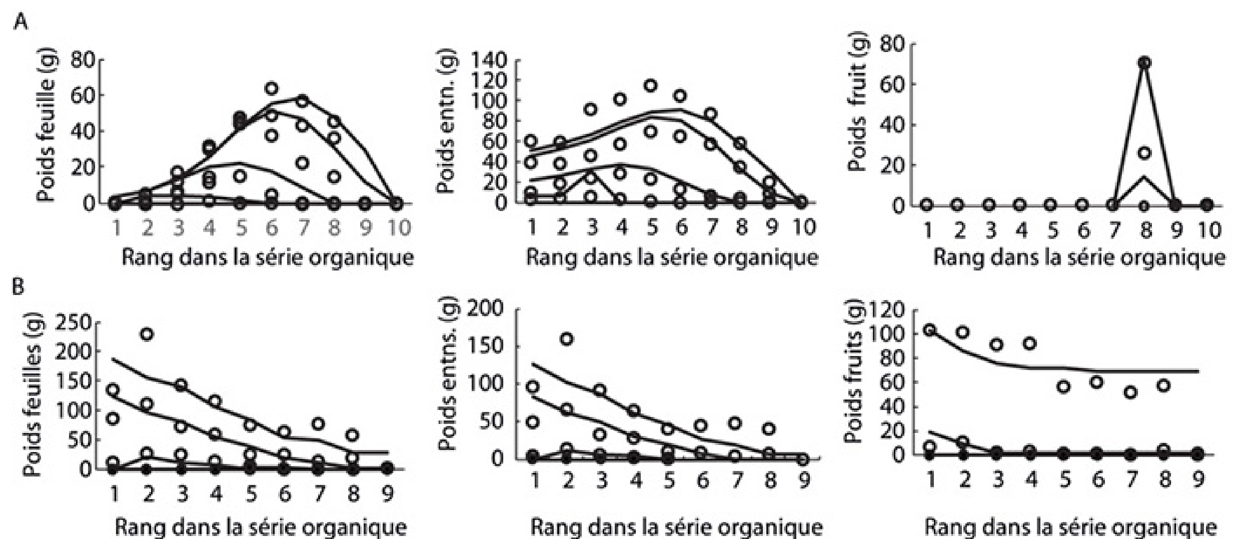



**Figure 12.40.** Ajustement multi-stades de croissance (CD : 4, 6, 8, 10, 12).

**a** : des séries organiques simples et **b** : séries organiques composées du *Spilanthes*. À la base la croissance secondaire des entrenœuds de la tige est visible comparée à l'évolution des feuilles. Sur les branches, les premiers fruits sont plus gros car ils apparaissent légèrement avant la floraison généralisée de la plante.

### Paramètres mesurés empiriquement

Les allométries et les durées de fonctionnement des organes sont estimées d'après les observations. Les paramètres *go* qui contrôlent les lois de retards à l'expansion ont été fixés empiriquement de façon à imiter au mieux les observations botaniques sur les stades de croissance. Ainsi pour les feuilles et les entrenœuds des axes 2 le paramètre est fixé à *go* = 0,5 ce qui assure une ramification différée acropétale. Pour la fleur terminale le paramètre est

fixé à *go* = 0 ce qui assure l'expansion immédiate de la fleur quand l'axe a fini son développement.

Pour les feuilles et les entrenœuds des axes 3 le paramètre est fixé à *go* = 2 ce qui assure une ramification différée basipétale. Pour la fleur terminale le paramètre est encore fixé à *go* = 0. Extraites des observations sur les plantes, la durée de fonctionnement des feuilles, les durées d'expansion des organes, le poids de la graine et l'épaisseur de la feuille sont affichées tableau 12.8.

**Tableau 12.8.** Paramètres du modèle estimés sur un ajustement multi-stades (au CD 4, 6, 8, 10, et 12) des séries organiques simples et composées du *Spilanthes*.

| **Paramètres** | **Description** | **Valeurs** |
|---|---|---|
| Valeurs empiriques | | |
| $\varepsilon$ | Poids spécifique (épaisseur) (g $cm^{-2}$) | 0,02 |
| $t_a$ | Durée de fonctionnement feuilles (CD) | 12 |
| $t_x$ | Durée expansion organes (CD) | 5 |
| $Q0$ | Biomasse graine (g) | 0,1 |
| Valeurs calculées | | |
| $r$ | Efficience climatique | 13,99 |
| $Sp$ | Surface de production ($cm^2$) | 15370,45 |
| $B_{l1}$ | Variation du puits feuille (loi bêta) | 3,04 |
| $B_{e1}$ | Variation du puits entn. (loi bêta) | 3,68 |
| $B_{f1}$ | Variation du puits fruit (loi bêta) | 4,26 |
| $p_C$ | Puits croissance secondaire | 0,19 |
| $p_{l1}$ | Puits feuilles tige | 1,00 |
| $p_{l2}$ | Puits feuilles branches | 0,50 |
| $p_{e1}$ | Puits entrenœuds tiges | 1,31 |
| $p_{e2}$ | Puits entrenœuds branches | 0,65 |
| $p_{f1}$ | Puits fruits tige | 5,52 |
| *pf*2 | Puits fruits branches | 7,22 |

Paramètres estimés selon une calibration multi-stades

On dispose de 5 stades de mesures aux stades 4, 6, 8, 10, 12 CD. Ces stades correspondent à des plantes récoltées (5 plantes par stade) qui sont donc des échantillons indépendants. Ces mesures produisent 121 poids d'organes à ajuster simultanément pendant le processus de croissance. Les paramètres à estimer sont au nombre de 13. Tous les paramètres sont estimés jusqu'à l'âge physiologique 2 (les axes d'ordre 2). Les paramètres des puits correspondant à l'âge physiologique 3 (les axes d'ordre 3) ne sont pas estimés car les organes sont trop petits et sont encore en cours d'expansion, ont leur donne ceux de l'âge physiologique 2.

Les valeurs estimées des paramètres permettent un ajustement correct des séries organiques simples et composées du *Spilanthes* (figure 12.40). On distingue à la base de la tige une croissance secondaire des entrenœuds. Ces valeurs permettent évidemment de bien rendre compte de l'évolution du poids observé des plantes pendant les cinq stades de croissance et de celui des compartiments d'organes (figure 12.41).

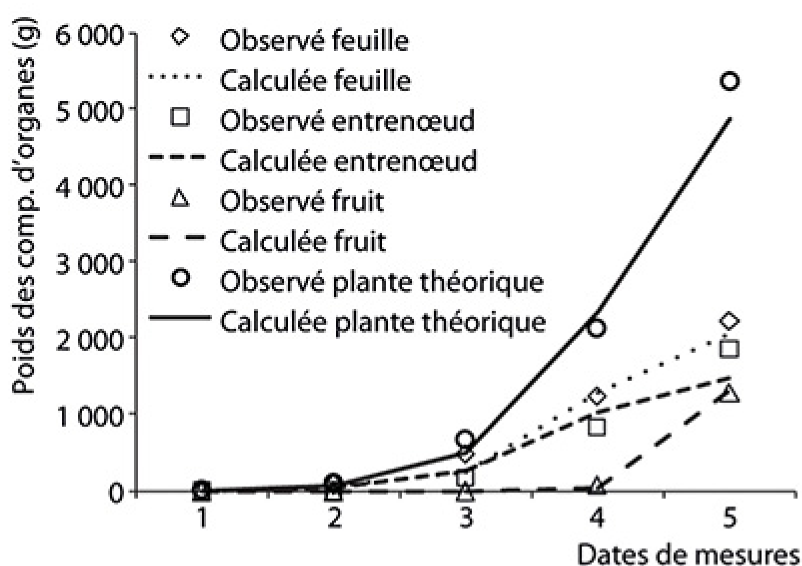



**Figure 12.41.** Évolution des poids des compartiments observés et simulés.

Les paramètres sources-puits estimés à partir des séris organiques permettent de recalculer indépendamment les poids de la plante et ceux des compartiments d'organes aux différentes dates de mesures (en cycle de développement) lors de la saison humide.

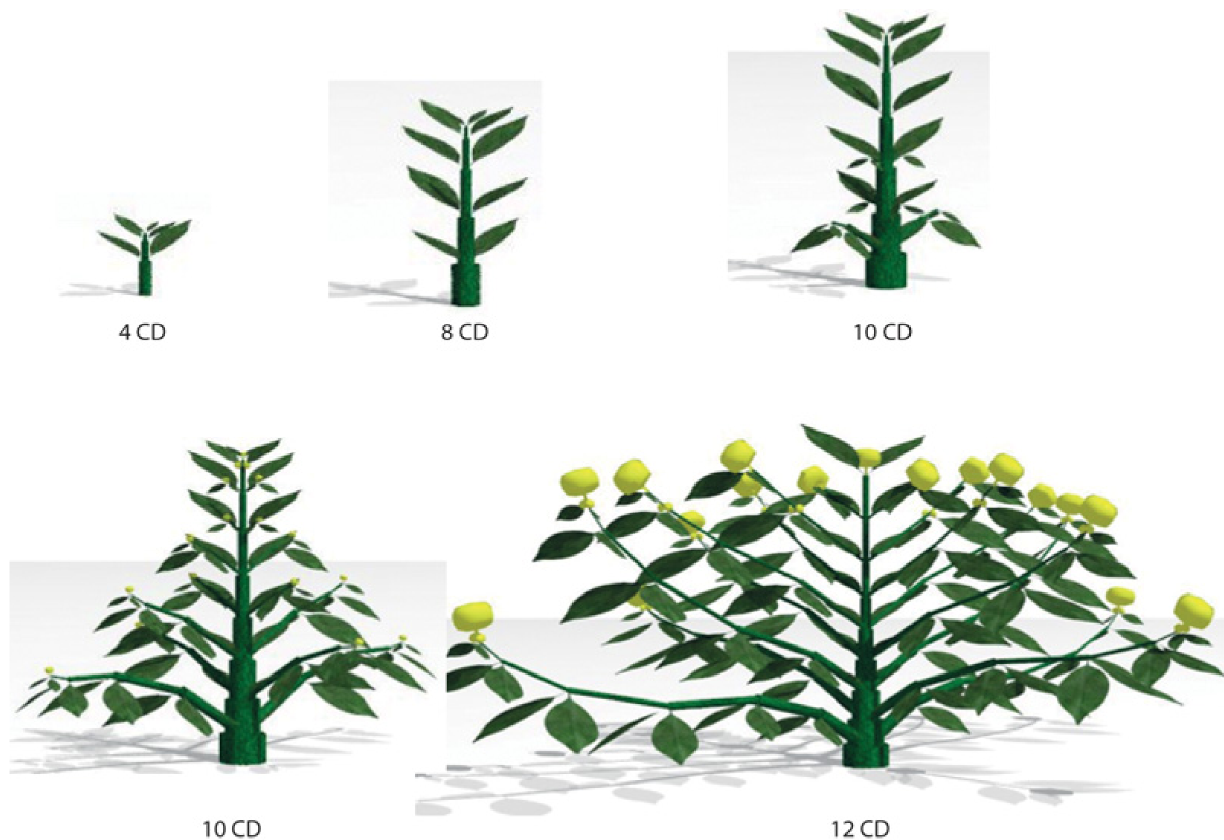



**Figure 12.42.** Croissance et architecture du *Spilanthes* simulées par le logiciel QingYuan.

### Simulation de la croissance et de l'architecture du Spilanthes

Les paramètres de la croissance et du développement ainsi que diverses allométries sont simulées par le logiciel QingYuan (Liama) pour restituer l'architecture de la plante (figure 12.42) aux différents stades de développement, ce qui est la synthèse de cette étude.

Le *Spilanthes* est certainement une des plantes les plus complexes à avoir été modélisée avec le modèle GreenLab. Le développement est stochastique et la croissance est retardée avec une expansion acropétale des rameaux. Les séries organiques composées permettent d'estimer facilement les paramètres sources-puits. La méthode est généralisable à de nombreuses herbacées comme le colza ou le chrysanthème.

## Étude de l'érable à sucre

Une partie de cette étude a été publiée dans (Taugourdeau *et al.*, 2013). F. Lu, S. Delagrange, C. Messier ont contribué à l'étude présentée ci-après.

## Description de l'arbre

L'architecture de l'érable à sucre suit le modèle architectural de Rauh. La structure est monopodiale et on distingue 4 catégories d'axes orthotropes qui vont du rameau court au rameau long en passant par deux vigueurs intermédiaires. Elles correspondent aux âges physiologiques. Les phytomères portent deux feuilles et la phyllotaxie est opposée décussée. Les pousses sont préformées et monocycliques. Leur allongement s'effectue au printemps sur une période courte (quelques semaines). Tous les types d'axes peuvent réitérer et l'arbre entier est un complexe réitéré. Les âges physiologiques sont caractérisés par des nombres de phytomères allant de 2 par UC pour les axes courts jusqu'à 10 pour les axes longs (le tronc et ses réitérations).

## Données des observations

Les érables à sucre ont été étudiés dans un ensemble de parcelles forestières au Québec (Canada). Tous les arbres mesurés étaient des arbres dominants. Les stades de développement sélectionnés sont au nombre de 31, allant de 3 à 78 ans. Sur ces longues durées de fonctionnement la mortalité des axes est une composante majeure à prendre en compte et les valeurs des paramètres du fonctionnement des méristèmes évoluent.

### Surface de production

Les arbres étudiés ne sont pas dans un schéma régulier de plantation et la surface de production *Sp*, dépend du stade de développement de l'arbre et non plus de la densité. On a vu au chapitre 5 que la surface de projection du houppier, si son épaisseur est suffisante, doit être une estimation par défaut de la surface de production. Dans ces conditions, l'évolution de *Sp* est supposée suivre une courbe en *U*, à même de traduire la phase initiale de croissance libre suivie de la phase de croissance limitée, dont le minimum et le maximum sont déterminés empiriquement par les estimations au sol des surfaces de projections des houppiers. Les paramètres de forme de cette fonction sont cachés et doivent être estimés par méthode inverse à partir de l'évolution multi stades des séries organiques. Les surfaces de projections

ont ainsi été estimées empiriquement pour tous les individus sélectionnés à partir de dix ans, de façon à pouvoir les comparer avec celles calculées par le modèle.

#### Détermination des types d'axes

Les 4 âges physiologiques ont été identifiés à partir de mesures architecturales tels que la longueur des UC, le nombre d'entrenœuds et la longueur moyenne d'un entrenœud, et le type de ramification portée.

#### Données pour le développement

Le même jeu de données a été utilisé pour calibrer le développement en termes de distributions du nombre de phytomères par UC et du taux de ramification des différents types d'axes. L'évolution de la mortalité des catégories de ramifications le long des axes porteurs a été étudiée par la méthode de « l'analyse des cimes » du chapitre 11 à partir d'un jeu de données d'une cinquantaine de branches récoltées sur 6 arbres d'âge varié.

#### Données pour la croissance

Compte tenu du volume et de la complexité de l'architecture d'un érable adulte, il n'est pas possible de descendre au niveau de détail du phytomère. Les poids secs totaux des compartiments des feuilles et des entrenœuds des UC sommitales vivantes ont été pesés pour tous les âges physiologiques (4) et tous les âges chronologiques sélectionnés (31), ce qui donne une donnée composée. En complément, pour estimer la croissance secondaire, les diamètres à la base des arbres ont été mesurés. On dispose ainsi à minima des variables standards utilisées dans les modèles forestiers (hauteur et diamètre à la base de l'arbre, dimension du houppier). Les séries organiques composées sont ainsi réduites à leur plus simple expression : une UC sommitale par type d'axe (4), mais répétées de nombreuses fois (31). Le diamètre à la base de l'arbre permet d'estimer la croissance secondaire.

### Schéma et calibration du modèle développement

Les 4 types d'axes ont des effets marqués sur la constitution des UC, la mortalité des méristèmes et le mode de ramification. Chaque année les méristèmes apicaux mettent en place une nouvelle UC préformée s'ils n'avortent pas.

Les UC préformées des arbres comme le hêtre ou l'érable ont d'ordinaire un petit nombre d'entrenœuds (une dizaine) dont la distribution suit une loi binomiale pour une cohorte donnée, mais qui évolue fortement pendant la durée du développement. La figure 12.43 montre la distribution du nombre de phytomères/UC sur les cohortes de 22-23 ans qui correspondent aux plus grandes UC observées. La distribution s'ajuste à une loi binomiale *B*(11, 0,75) dont la moyenne s'arrondit à la valeur 8.

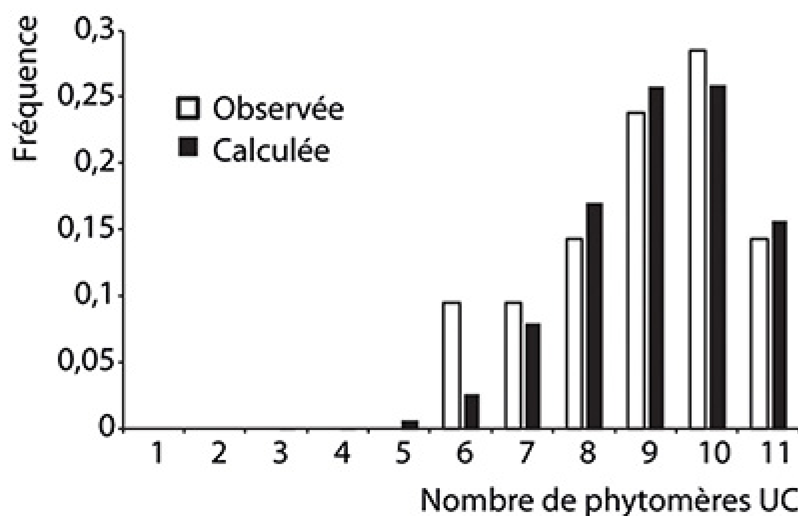



**Figure 12.43.** Distribution du nombre de phytomères des UC du tronc (rectangles blancs) sur les cohortes groupées d'une vingtaine d'années.

Cette distribution s'ajuste à une loi binomiale (rectangles noirs) *B*(11, 0,75).

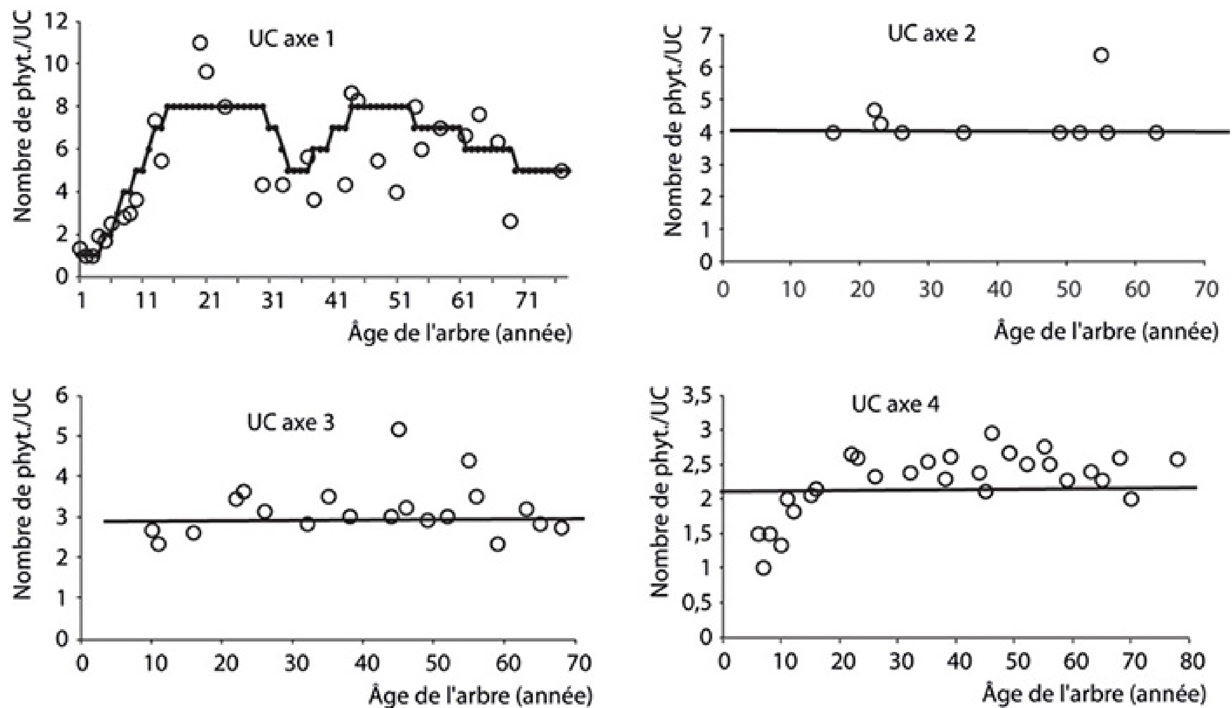



**Figure 12.44.** Évolution du nombre de phytomères/UC en fonction des âges chronologique et physiologique chez l'érable.

On peut considérer que ce nombre est constant pour les axes d'âges physiologiques > 1. Il est très variable sur les axes 1 (tronc et réitérations) avec un effet de base marqué.

Mais la taille de l'UC est non seulement soumise à des fluctuations stochastiques dans une cohorte donnée (ce qui engendre précisément une loi binomiale), mais aussi à des variations avec l'âge des cohortes. Au début, sur le tronc, les UC sont réduites avec seulement 2 entrenœuds courts. Elles grandissent progressivement en augmentant leur nombre d'entrenœuds jusqu'à 8 en moyenne et en les allongeant. C'est l'effet de base classique. Afin d'alléger les calculs, vu la faible variabilité du nombre de phytomères préformés, c'est la valeur moyenne du nombre d'entrenœuds/UC et par cohorte qui a été retenue pour modéliser le développement.

Dans le modèle GreenLab, on peut associer aux paramètres une fonction stress qui permet de suivre continûment leur variation en fonction de l'âge chronologique, en interpolant entre les valeurs identifiées pour différents stades sélectionnés, à la manière de l'axe de référence (chapitre 3). Ici, le paramètre qui varie est le nombre moyen de phytomères/UC. Son évolution en fonction des âges chronologique et physiologique est affichée en figure 12.44. On voit que seule la dimension des UC des axes 1 (troncs et

réitérations) varie fortement en fonction de l'âge chronologique. Il est caractérisé par un effet de base marqué, suivi d'un plateau à 8 phytomères, interrompu par une dépression marquée. Les axes de types suivant 2, 3 et 4 ont des UC trop réduites pour que la dépression soit visible et ramifient trop tardivement (sauf le type 4) pour qu'un effet chronologique de base soit visible. On établit un nombre de phytomères constant par UC de 4, 3 et 2, respectivement pour les types d'axes 2, 3 et 4.

## Étude de la mortalité des axes

Le tronc et ses réitérations (axes de type 1) n'ont pas de mortalité, hormis des traumatismes suivis d'un relais qui assure la continuation de l'axe et qui n'est donc pas pris en compte. Les autres types d'axes subissent une mortalité qui augmente avec les âges chronologique et physiologique. On la mesure avec l'analyse des cimes (chapitre 11) qui donne le taux de mortalité des types d'axes en fonction de leur position par rapport à l'apex de l'axe porteur (figure 12.45).

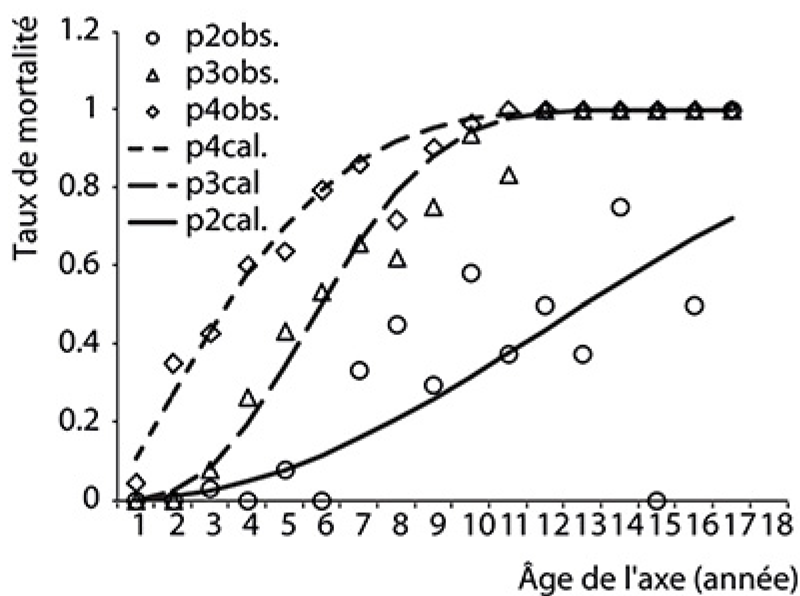



**Figure 12.45.** Évolution du taux de mortalité en fonction de l'âge de l'axe en année et par âge physiologique.

Les axes 2 (○) ont une durée de vie maximum de 30 ans. Le taux est ajusté par la loi bêta cumulée de paramètres (30, 2,45, 3,9). Les axes 3 (triangles) et 4 (◊) ont une durée de vie maximum de 17 ans et sont ajustés respectivement par les lois bêta cumulées de paramètres (17, 4,12, 7,3) et (17, 1,58, 5,22). Les axes 4 (axes courts) ont la mortalité la plus forte.

## Étude de la ramification : plasticité de l'unité de croissance

La ramification des UC dépend de deux facteurs. L'un est l'existence du type de phytomère qui porte une ramification d'un âge physiologique donné (chapitre 3), l'autre est le taux de ramification associé.

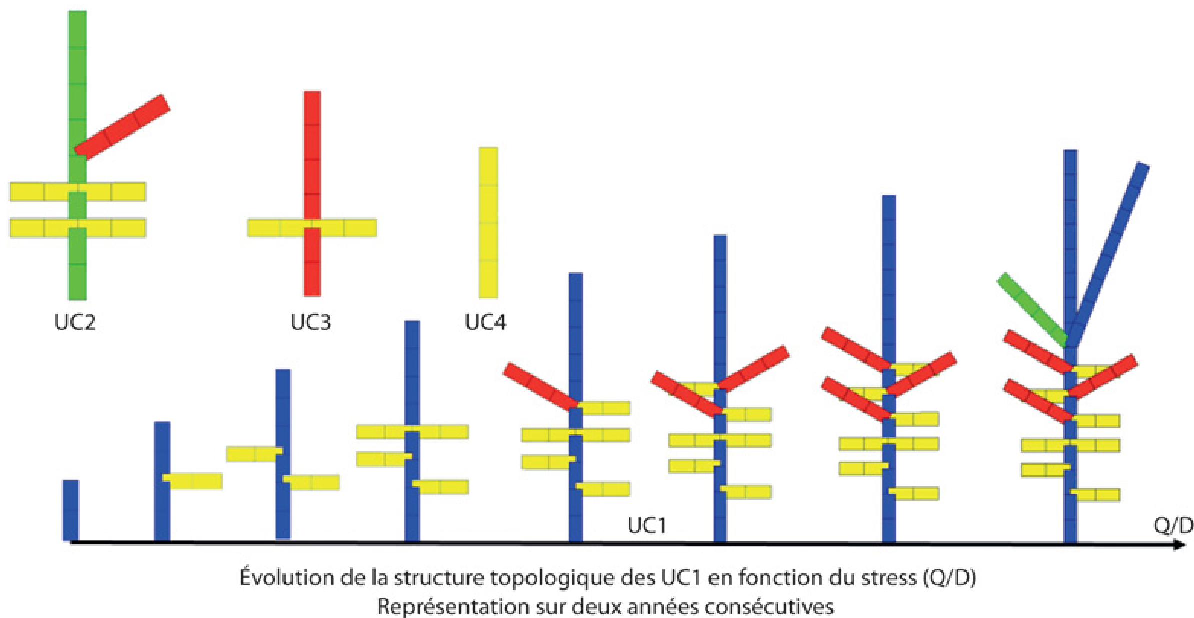



**Figure 12.46.** Configuration des UC âgées de 2 ans, de type 1 (bleu) en fonction du nombre de phytomères produits.

Les petites UC ont 2 phytomères et ne ramifient pas. Seule la taille maximale peut réitérer. Les ramifications sont disposées de façon à reproduire le nombre de type de ramifications observées en fonction de la taille de l'UC. Les UC de types 2 (vert), 3 (rouge) et 4 (jaune) ont des configurations stables. Les UC de types 1, 2 et 3 peuvent réitérer jusqu'à un ordre élevé (fixé à 9 dans le modèle).

La configuration de référence de l'UC est la taille maximum observable. Toutes les autres sont obtenues par contraction en utilisant une fonction stress indexée sur le rapport Q/D. Parmi les stratégies possibles de contraction, un bon point de vue qui respecte l'acrotonie est de tronquer l'UC en n'affichant que le nombre de phytomères réalisés à partir de la base (chapitre 5).

Le tableau ci-dessous complète la description des UC de la figure 12.46. Il donne le nombre de répétitions des types de phytomères $u_{ij}$ produits par l'automate botanique et le taux de ramification $a$ observés sur leurs méristèmes axillaires. La seule variation est la taille des UC du tronc. Ainsi

sur le tronc, les premiers phytomères ne portent que des rameaux courts, et seules les UC complètes portent tous les types de ramifications autorisés. Le tronc réitère de nombreuses fois, et on fixe la limite à 9 ordres de ramifications, au regard du nombre de fourches observées sur les arbres étudiés. Les réitérations ne se produisent qu'aux âges chronologiques ou les UC1 ont leur taille maximale ($U_{11}$ = 8, figure 12.44), ce qui donne deux vagues de réitérations potentielles. Les UC3 et UC4 dont la mortalité est élevée, peuvent réitérer en formant des petits complexes sympodiaux, dont les taux de réitération sont estimés approximativement. Sur l'érable les taux de ramifications sont stables. L'indice 5 désigne par convention des phytomères non ramifiés à la base des UC (l'âge physiologique 5 n'existe pas).

**Tableau 12.9.** Catégories de phytomères par type d'unités de croissance. Les valeurs $u_{ij}$ donnent le nombre de répétition des micro-états et *a* spécifie la probabilité de ramification.

| **Âges physiologiques** $\varphi$ | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | $u_{11}$ = 1<br>*a* = 0,1 | $u_{12}$ = 3<br>*a* = 0,6 | $u_{13}$ = 1<br>*a* = 1 | $u_{14}$ = 2<br>*a* = 1 | $u_{15}$ = 1<br>*a* = 0 |
| 2 | | $u_{22}$ = 0 | $u_{23}$ = 1<br>*a* = 0,5 | $u_{24}$ = 2<br>*a* = 1 | $u_{25}$ = 1<br>*a* = 0 |
| 3 | | | $u_{33}$ = 1<br>*a* = 0,2 | $u_{34}$ = 1<br>*a* = 1 | $u_{35}$ = 1<br>*a* = 0 |
| 4 | | | | $u_{44}$ = 1<br>*a* = 0,15 | $u_{45}$ = 1<br>*a* = 0 |

## Factorisation extrême *(*hyper-factorisation*)* des arbres ayant des UC préformées

Une fois l'automate botanique construit, il est possible de calculer le développement de l'arbre jusqu'à 78 ans, date de la dernière observation. Il faut compter 9 cycles de développement (CD) par année, compte tenu qu'il y a au maximum 8 phytomères à créer (les UC1) et qu'il faut une pause intercalaire pour séparer les années.

Le fonctionnement de l'UC préformée est simulée ainsi : pendant 8 cycles les phytomères sont fabriqués un par un à l'état embryonnaire. Au 8$^{e}$ cycle, tous les phytomères de l'UC font leur expansion en utilisant les réserves de l'année précédente et les feuilles produisent pendant ce cycle la production

annuelle de biomasse. Cette façon de procéder permet de raccourcir considérablement la durée de fonctionnement pour un résultat identique. Dans la réalité les cycles de fonctionnement photosynthétiques qui suivent l'expansion de l'UC sont nombreux. Mais la surface foliaire est figée et la production cumulée peut donc être concentrée sur un seul cycle pour diminuer les temps de calcul. Cela n'est pas encore suffisant car, sur la période d'observation, il faut donc compter 702 CD de développement (soit, 78 × 9) ce qui engendre des calculs trop importants. L'automate botanique donne la production suivante.

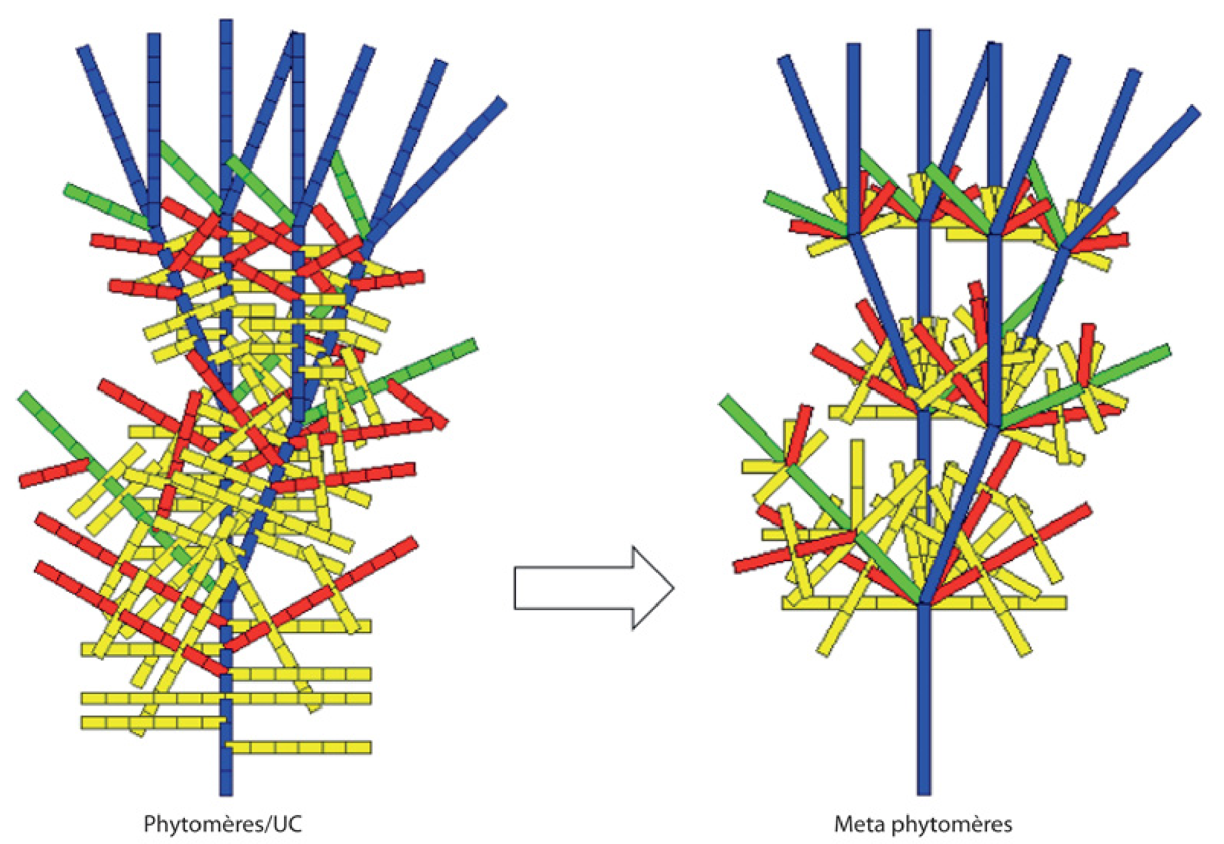



**Figure 12.47.** Hyper-factorisation des arbres à UC préformées.

L'unité de croissance est concentrée en un méta-phytomère qui porte tous les organes de l'UC.

**Tableau 12.10.** Estimation du nombre de phytomères produits par âge physiologique à 78 ans par l'érable

| $\varphi$ | **Nombre de phytomères** |
|---|---|
| 1 | 3046 |

| | |
|---|---|
| 2 | 2394 |
| 3 | 116511 |
| 4 | 655374 |

Il y a donc environ 800 000 phytomères produits par l'opérateur du développement ! Les réitérations augmentent considérablement la production des phytomères. Ceci condamne le mode liste pour les microordinateurs qui ne peuvent pas absorber la structure topologique de l'arbre. Seul le mode matrice peut effectuer les calculs efficacement pour estimer les productions des cohortes. Dans le cas des arbres monocycliques à UC préformées, on peut encore simplifier les calculs sans perdre de précision. On construit un méta-phytomère qui porte à son extrémité tous les organes du phytomère (feuilles, fruits, ramifications) y compris les autres entrenœuds de l'UC, considérés comme des organes au même titre que les feuilles (figure 12.47). La demande de la plante est identique et les relations sources-puits inchangées. Le volume de l'entrenœud du méta phytomère à la restitution est égal évidemment à la somme des volumes des entrenœuds de l'UC et sa longueur celle de l'UC. Cette simplification permet de concentrer le développement et la croissance annuels sur un seul cycle. Le nombre de cycles de croissance est donc ramené à 78.

### Utilisation de l'âge ontogénique pour le développement des réitérations

Les réitérations du tronc sont ses réplications, mais cet énoncé n'est pas suffisant. La réitération est initialisée avec un âge ontogénique qui correspond au moment où elle est initiée dans l'arbre. Elle partage donc une duplication localisée de l'axe porteur.

### Établissement des séries organiques

À cause du grand nombre d'arbres, on ne mesure qu'un échantillonnage des UC terminales des différents types axes vivants. Les séries organiques composées sont constituées à partir des poids des compartiments de feuilles et d'entrenœuds par unités de croissance. Il n'y a donc qu'un seul élément par série pour un des 31 âges chronologiques sélectionnés.

Par ailleurs, on mesure le diamètre à la base de l'arbre (à 1,3 m). La section basale multipliée par la longueur de l'entrenœud à ce niveau donne le

volume de la moelle de l'entrenœud avec ces cernes.

Comme il y a 31 stades de croissance mesurés, et 4 âges physiologiques, il y a donc 124 mesures de compartiments feuilles et autant d'entrenœuds sur les UC sommitales, et 31 mesures de diamètres de tronc, qu'il faut ajuster par le modèle.

Enfin, l'évolution de la surface de projection des houppiers a été estimée, pour chaque stade de développement sélectionné, à partir de la mesure de son extension dans les 4 directions cardinales. Cette surface est à comparer à la surface de production optimisée dans son évolution par le modèle lors de l'ajustement des séries organiques.

## Estimation des paramètres du modèle

On dispose de 31 stades de développement pour ajuster les séries organiques composées sommitales des axes et basales du tronc par les sorties respectives du modèle. Sur cette longue période l'évolution des paramètres du fonctionnement des méristèmes a été constatée, notamment pour la taille des UC des axes 1 et la mortalité des méristèmes. Quand est-il des paramètres sources-puits ? Les MCP ne peuvent converger que si l'évolution des paramètres est prise en compte. Dans le cas présent, pour pouvoir obtenir un ajustement, il faut poser que la surface de production varie selon une courbe en U (chapitre 5), et que le puits de l'élément de cerne s'amortit quand l'âge chronologique augmente.

### Paramètres obtenus empiriquement

Avec l'hyper-factorisation en méta-phytomère, les temps de fonctionnement des organes sont forcés à un seul cycle de développement.

L'allométrie des feuilles (épaisseur $\varepsilon$) est estimée à $\varepsilon = 0{,}01$ ; pour les entrenœuds, on fixe les coefficients de forme $\beta = L_{\varphi}(i)^2$ et $\alpha = -1.L_{\varphi}(i)$ est la valeur moyenne de l'entrenœud de l'UC d'âge physiologique $\varphi$ à l'âge chronologique i. Cette méthode donne la hauteur de l'arbre à tous les âges chronologiques par sommation des longueurs des phytomères.

La surface minimale de la surface de production *Sp*, *Smin* = 3000 cm$^2$ est atteinte à 11 ans et la surface maximale *Smax* = 400000 cm$^2$ atteinte à 78 ans (dernier stade mesuré). La formulation de *Sp* est celle du chapitre 5.

Le rapport entre les poids moyens des organes des UC pour les différents âges physiologiques est une estimation du rapport de leurs forces de puits. Les feuilles du tronc ont, par définition, un puits normalisé à la valeur 1 qui sert de référence. Les entrenœuds ayant été mesurés en fin de saison, le diamètre de l'UC est constitué de la moelle de l'entrenœud et du premier cerne de la croissance secondaire. Comme on se situe sur l'UC terminale, la part du cerne est négligeable comparée à la moelle et le rapport des entrenœuds des axes 2, 3 et 4

**Tableaux 12.11a et 12.11b.** Valeurs des puits relatifs comme rapport des compartiments

| | Axe 1 |
|---|---|
| Puits feuille | 1 |
| Puits entrenœud | 0,75 |

| | Axe 2 | Axe 3 | Axe 4 |
|---|---|---|---|
| Rapport des puits feuille | 1 | 1 | 0,6 |
| Rapport des puits entrenœud | 1,8 | 0,5 | 0,1 |

Les fonctions puits des axes 2, 3, 4 sont obtenues en multipliant les rapports correspondant au puits de l'axe1 pour l'organe concerné. On constate que les feuilles ont le même puits sauf pour l'âge physiologique 4 où elles sont plus petites. Pour les moelles des entrenœuds, on constate la faible valeur des puits des axes courts (âge physiologique 4). Les axes 2 qui ne réitèrent pas ont un puits deux fois plus fort que celui des axes 1. Ces allométries prises sur la moyenne de tous les stades de croissance, sont donc fixées. Cela n'est toutefois pas correct en tout début de croissance de l'arbre. Le ratio poids de la moelle sur le poids de la feuille est beaucoup plus faible. Ce ratio ne se stabilise qu'à partir de la dixième année.

La graine est initialisée empiriquement à la valeur $Q0 = 0{,}2$. On sait qu'il est impossible de l'estimer par méthode inverse au-delà du tout début de la croissance.

### Paramètres sources-puits cachés

Les paramètres sources-puits cachés sont peu nombreux et au nombre de 6, soient :

- le paramètre $r$ de l'efficience climatique dans l'équation de production ;

– les coefficients de forme *a*1*Sp* et *a*2*Sp* de la surface de projection *Sp* dont les minimum *Spmin* = 3000 $cm^2$ et maximum *Spmax* = 400000 $cm^2$ ont été estimés à partir des surfaces de projections mesurées à 11 ans et 78 ans ;

– l'amortissement du puits de l'élément de cerne au cours de la croissance de l'arbre. Les MCP ne convergent pas si l'élément de cerne *pc* est constant. Il doit diminuer avec l'âge chronologique. Au CD *i*, le puits de l'élément de cerne est modélisé selon la formule : $p_c(i) = p_{c1}.(p_{c2})^i$. Il faut donc identifier deux paramètres pour la croissance secondaire : $p_{c1}$ et $p_{c2}$ ;

– le coefficient $\lambda$ est un paramètre supplémentaire qui donne la répartition de la biomasse dans les cernes (chapitre 8) ;

– le puits de la moelle des entrenœuds des axes 1, $p_e$. Ce dernier paramètre doit être ré estimé par rapport au tableau, sur l'ensemble de la durée de croissance (78 CD) car les paramètres de l'entrenœud du tronc sont variables ;

Il y a donc 7 paramètres à estimer par les MCP à partir des données.

Les paramètres puits des axes 2, 3 et 4 sont obtenus par les coefficients multiplicatifs présentés en tableau 12.11b

**Tableau 12.12.** Paramètres sources-puits de l'érable (calibration multi-stades)

| **Paramètres** | **Axe 1** |
|---|---|
| Puits feuille $p_a$ | 1 |
| Puits entrenœud $p_e$ | 0,95 |
| Puits éléments cernes $p_{c1}$ | 3,94 |
| Coef .de répartition $\lambda$ | 1 |
| Amortissement $p_{c2}$ du cerne | 0,975 |
| Résistance *r* | 9,6 |
| Max *Sp* | 400000 |
| Min *Sp* | 3000 |
| *a*1 *Sp* | 1,27 |
| *a*2 *Sp* | 2,7 |
| *Q*0 | 0,2 |

La qualité des ajustements peut s'apprécier en figures 12.48a et b sur l'évolution du poids des feuilles et des entrenœuds des UC apicales tout au long des 31 stades de croissance.

Malgré le bruit sur les données, dû à l'hétérogénéité de la population mesurée, les séries organiques sont bien restituées. Toutefois, les feuilles sont mieux ajustées que les entrenœuds. En début de croissance les entrenœuds de l'axe 1 sont surestimés. Cela est dû au fait que la répartition de la biomasse entre les moelles des entrenœuds et les feuilles, n'est pas stabilisée avant 10 ans, ce que le modèle ne prend pas en compte pour l'instant.

La croissance en diamètre à la base de l'arbre a été transformée en volume par la formule $Q = \pi.l.d^2/4$, $l$ étant la longueur de l'entrenœud et $d$ le diamètre à cet emplacement. La figure 12.49a, montre que la prévision de la croissance secondaire à la base de l'arbre est correcte. Avec une bonne approximation, on observe donc que le modèle de croissance secondaire est simple. La loi de Pressler est bien vérifiée avec $\lambda = 1$. On constate empiriquement que pour obtenir un ajustement, il faut que le puits de l'élément de cerne diminue au cours des cycles selon un coefficient d'amortissement $p_{c2} = 0{,}975$.

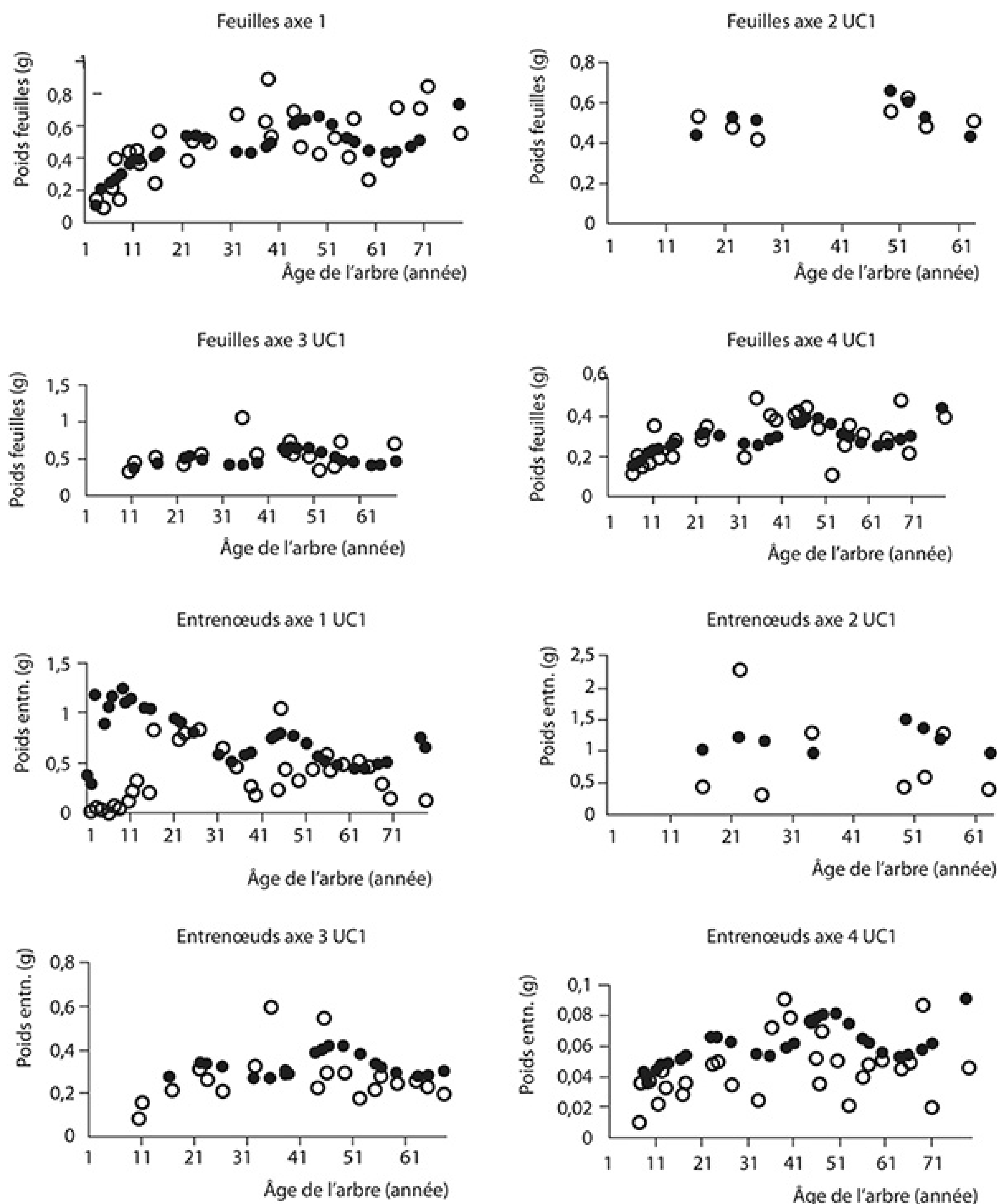



**Figure 12.48.** Évolution des poids des feuilles et des entrenœuds.

**a** : ajustements des poids des feuilles observées ( ○ ) pour les différents âges chronologique et physiologique, sur les UC apicales avec les poids calculés (●) par le modèle. **b** : ajustements des poids des entrenœuds observés (○) avec les poids calculés (●).

Les coefficients de forme *a*1*Sp* et *a*2*Sp* de la courbe en U qui contrôle l'évolution de *Sp* sont bien identifiés. L'évolution de la surface de production calculée *Sp* est tout à fait comparable à l'évolution des surfaces de projections mesurées (figure 12.49b). Ce dernier point, qui est une bonne validation du modèle, donne une réalité tangible à la notion de surface de production, car les surfaces de projections ont été mesurées d'une façon indépendante.

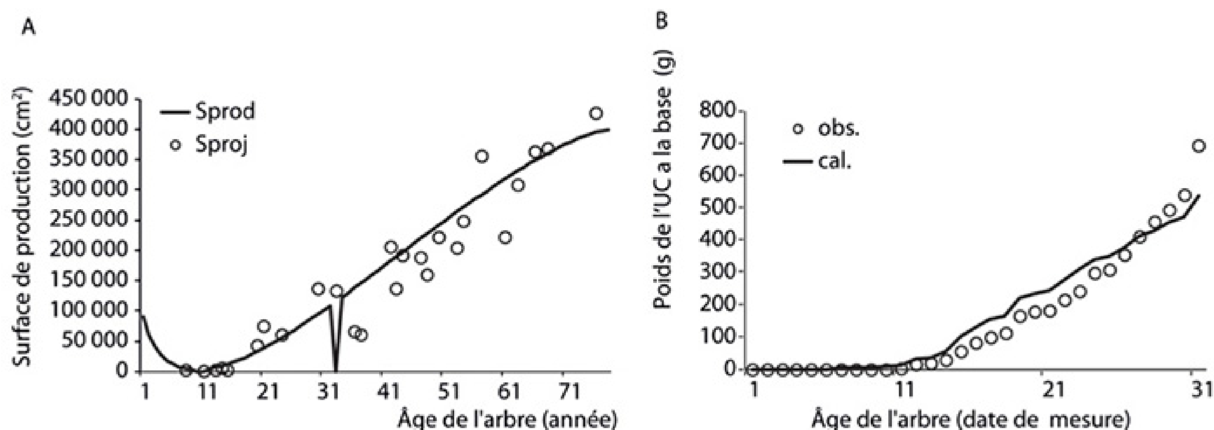



**Figure 12.49.** Évolution des surfaces.

**a** : évolutions comparées des surfaces de projections des houppiers (○) et les surfaces de production calculées (ligne), sur la durée de croissance. **b** : ajustements pour les dates d'observation des poids de l'UC observés (○) et calculés (●) à la base du tronc.

Le nombre de phytomères de l'arbre adulte est important. Ce sont surtout les axes 4 (courts) qui en produisent le plus et qui construisent la plus grande partie de la surface foliaire (85 %). Ces axes correspondent aux « pousses d'exploitation » selon les termes forestiers. Si l'on en juge par l'automate botanique, ce sont 40000 feuilles qui sont mise en place chaque année vers 80 ans. La figure 12.50a, montre les différentes contributions des 4 types d'axes. Les dimensions de l'architecture sont essentiellement assurées par les axes 1 (tronc et réitérations). Ce sont les pousses d'exploration selon les termes forestiers. Le tronc en début de croissance ne produit que des UC courtes et ne ramifie pas il faut attendre 6, 11 et 15 ans pour voir apparaître successivement les ramifications des axes 4, 3, 2 et 1 sur les UC du tronc au fur et à mesure de leur allongement.

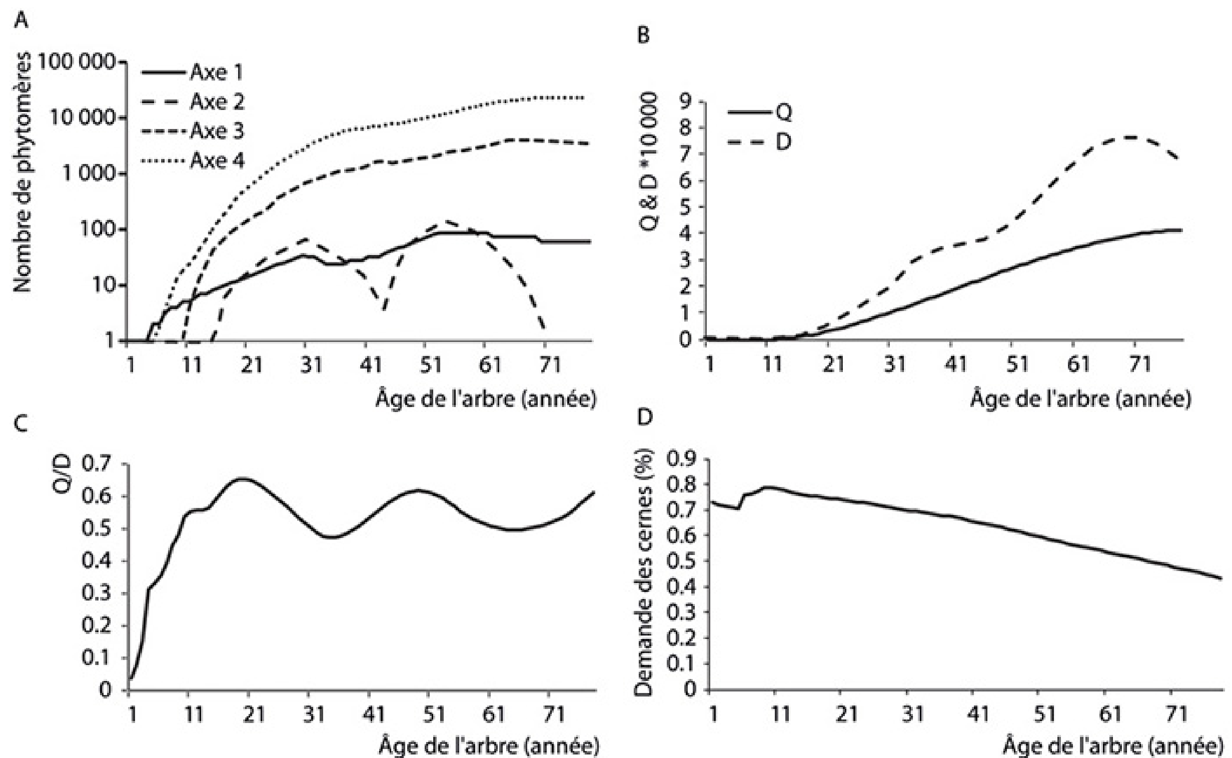



**Figure 12.50.** Nombre de phytomères.

**a** : production du nombre de phytomères en coordonnées logarithmiques selon les types d'axes. Les axes courts (petits pointillés) représentent 85 % de la production. Les axes 3 et 2 correspondent aux lignes à tirets représentent les axes 3 et 2. La ligne pleine correspond aux axes 1 (tronc et réitérations). Le tronc ne ramifie que la 6$^{e}$ année. **b** : l'augmentation de la production exponentielle (ligne pleine) au début, devient linéaire après la 20$^{e}$ année, car elle est contrôlée par l'expansion linéaire de la surface de projection du houppier, de même ordre de grandeur que celle de la surface de production. L'augmentation de la demande (ligne tirets) est déformée par l'apparition des réitérations. **c** : l'offre sur la demande oscille sous l'effet des vagues de réitérations. **d** : la part de la biomasse qui va aux cernes diminue avec l'âge de l'arbre ce qui préserve sa croissance en hauteur.

La structure particulière de l'évolution de l'UC des axes 1 fait que deux vagues de réitérations se produisent au cours de la croissance. Ces vagues produisent des rétrécissements des UC 1 à cause de la diminution du rapport *Q/D* qu'elles produisent. Ces vagues de développement ne se voient pas figure 12.50b sur la production de biomasse (ligne continue) car c'est surtout la surface de production dont l'expansion est linéaire qui fabrique la croissance, mais elle se voit sur l'évolution de la demande. Par contre, les oscillations de *Q/D* (figure 12.50c) modifient le développement des UC des axes 1 et la taille des organes comme cela peut se deviner dans la figure

12.48. La proportion de biomasse qui va aux cernes diminue en cours de la croissance. Ce mécanisme préserve la croissance primaire qui donne la hauteur en diminuant la biomasse qui va aux cernes et qui assure la croissance secondaire.

Le logiciel Gloups, en mode liste, ne peut simuler l'architecture de l'arbre sans l'hyper-factorisation au-delà d'un âge jeune de l'ordre de 10 ans. Les temps de calcul deviennent prohibitifs. Un érable de 80 ans produit environ 800 CD de développement. La mémoire nécessaire pour stocker la structure topologique est prohibitive.

En mode matrice hyper-factorisé, il peut calculer facilement la croissance de l'arbre sur quelques centaines d'années et le profil de ses axes (séries organiques) dont le tronc avec ses cernes qui sont ses pièces détachées, mais évidemment pas son architecture. Ceci donne l'accès à la qualité du bois. On distingue l'effet des deux vagues de réitérations sur le profil du tronc (figure 12.51).

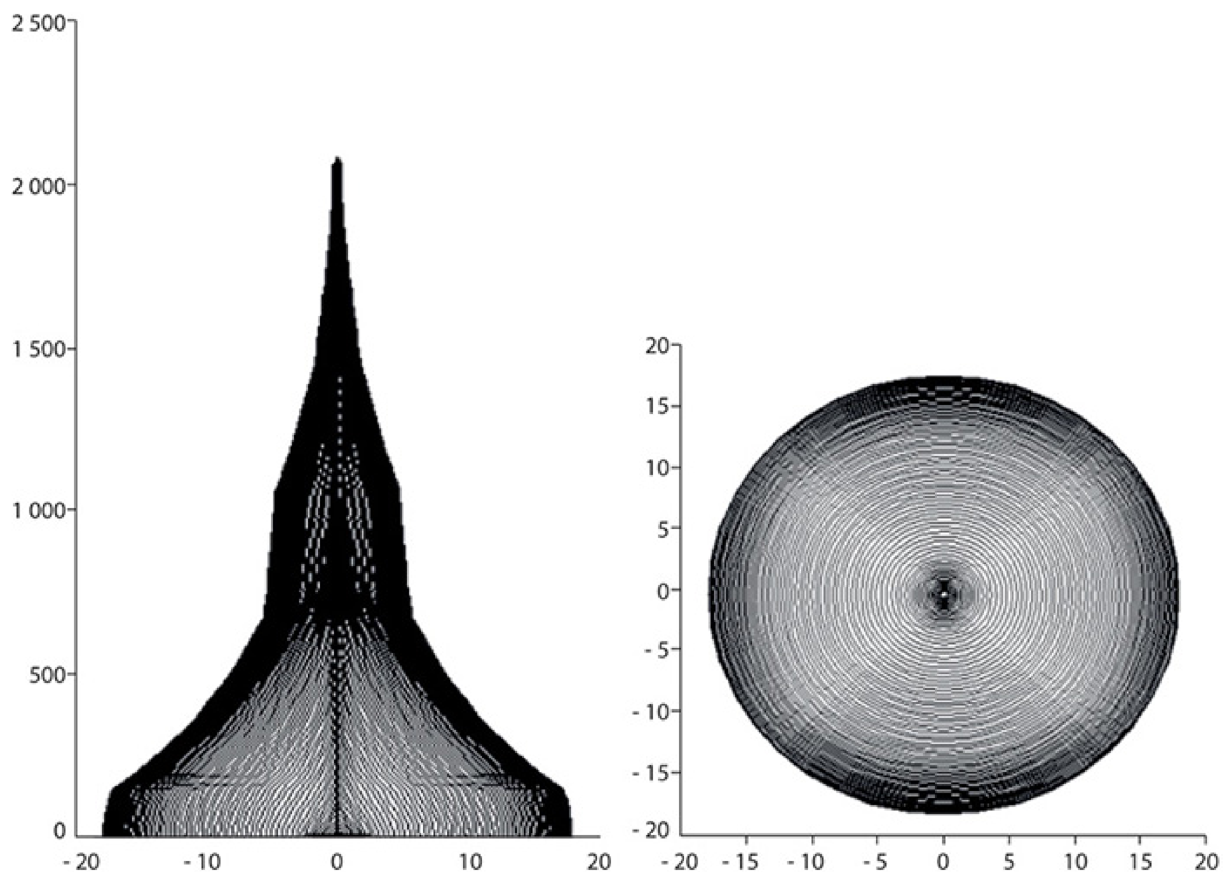


**Figure 12.51.** Visualisation des cernes obtenus par la simulation de la croissance secondaire.

Les cernes sont constitués d'un assemblage de tube de matière produits par les feuilles et qui s'assemblent en faisceaux vers la base de l'arbre. Plus un phytomère voit de feuilles actives en amont plus large est son cerne. L'effet des deux vagues de réitérations est visible. À 78 ans, l'arbre mesure environ 22 m et son diamètre à la base est d'environ 30 cm.

## Simulation de la croissance et de l'architecture de l'érable

En mode liste hyper-factorisé le logiciel peut afficher la structure primaire de l'arbre, c'est-à-dire seulement le tronc et ses réitérations au-delà de 100 ans.

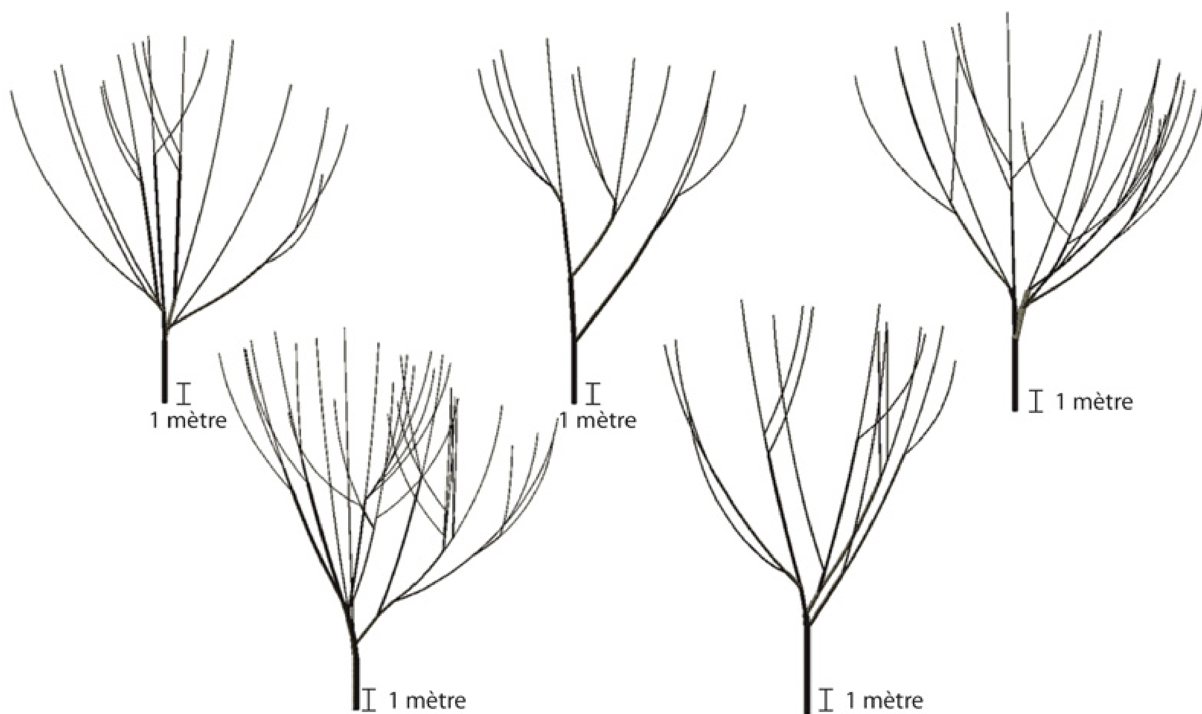



**Figure 12.52.** Cinq simulations aléatoires de l'architecture primaire (tronc et réitérations sans les branches) de l'érable à 78 ans.

On distingue les deux vagues de réitérations, un mètre au pied donne l'échelle.

## Remarque

Cette étude montre la faisabilité par le modèle GreenLab de modéliser et simuler le développement et la croissance de grands arbres qui produisent des centaines de milliers de phytomères, comme l'érable. Il faut d'abord

calibrer la production de phytomères par l’automate botanique en s’appuyant sur les mesures issues des sondages effectués sur l’architecture à différents stades de croissance en utilisant l’analyse des cimes. L’interpolation permet d’estimer la production des nombres de phytomères entre les points de contrôle et finalement de simuler d’une façon continue le développement de la plante, à l’instar de la méthode de l’axe de référence. De la qualité des sondages dépend évidemment la précision sur les paramètres et donc du réalisme du développement et de l’architecture simulée.

L’érable montre que les paramètres du développement varient le long du tronc, ce qui est commun à tous les arbres. La variation du fonctionnement de l’unité de croissance est modélisée à partir des mesures effectuées. Si le développement de l’axe 1 varie fortement en fonction de l’âge, par contre celui des axes de catégories 2, 3 et 4 se révèle étonnamment stable.

Les unités de croissance apicales prélevées aux différents stades de développement fournissent les séries organiques composées (avec un seul élément !) qui permettent de calculer les relations sources-puits.

Le puits de la moelle des entrenœuds met 10 ans à s’établir, mais sur le reste de la croissance les puits semblent stabilisés à l’exception du puits des éléments de cernes qui décroit progressivement selon un amortissement exponentiel. Tout se passe comme si l’arbre sauvait sa croissance primaire en diminuant sa croissance secondaire.

L’évolution en U de la surface de production *Sp* qui est une variable cachée dans GreenLab, trouve sa matérialisation par comparaison avec l’évolution de la surface de projection qui a été mesurée sur chaque stade de développement sélectionné. Les MCP trouvent facilement les valeurs des coefficients de forme qui permettent de calibrer la croissance.

Si l’arbre est calculable à 80 ans, grâce à l’hyper-factorisation et si il est visualisable en pièces détachées (détails des UC, volumes des organes, le tronc et ses réitérations, profil des cernes du tronc), son architecture ne peut être simulée par un microordinateur, tant est volumineuse sa structure topologique. Mais ce qui intéresse surtout les forestiers, ce sont justement ces pièces détachées, à savoir le profil des cernes dans le tronc, et le modèle GreenLab les fournit. Une amélioration souhaitable pour les futures expérimentations, serait de :

– mesurer des UC et des diamètres intermédiaires entre la base et le sommet du tronc ;
– mesurer l'indice foliaire de la plantation en situation, pour le comparer à celui qui est calculé ;
– améliorer le modèle de croissance a son départ pour suivre l'évolution du puits de la moelle de l'entrenœud avant sa stabilisation ;
– étudier la fructification et sa part prise dans la répartition de la biomasse. On ne sait pas quel est son impact dans cette étude.

## Étude du teck

### Description de la plante

Le teck (*Tecktona grandis*) est l'objet du travail de doctorat de Tondo Kodjo de l'université de Lomé, Togo (Tondo, 2016). Des arbres de 5 ans ont été sélectionnés dans une parcelle forestière. À ce stade jeune, l'arbre ne ramifie qu'à l'ordre 2 et la mortalité des axes n'est pas encore installée. Le développement des axes est synchrone et polycyclique (2 UC par pousse annuelle) et les UC sont néoformées. On distingue morphologiquement quatre âges physiologiques donnant des axes de différentes vigueurs : le tronc (axe 1), les branches principales (axe 2), les rameaux longs (axe 3) et les rameaux courts (axe 4). La phyllotaxie est opposée et décusée. Chaque phytomère porte deux feuilles et zéro, un ou deux rameaux. Les UC du tronc peuvent porter des branches, des rameaux longs et courts sans acrotonie apparente dans l'UC. L'arbre a une forte composante stochastique dans son développement. On présente ici quelques résultats synthétiques.

### Schéma de développement

#### Distributions des phytomères/UC dans une pousse annuelle du tronc

Les distributions du nombre de phytomères/UC, sélectionnées selon l'âge physiologique de l'axe et le numéro du cycle s'ajustent bien à des lois binomiales négatives. On donne ici le cas particulier du tronc (figure 12.53). Les moyennes de ces distributions diminuent quand l'âge physiologique ou le numéro du cycle augmente.

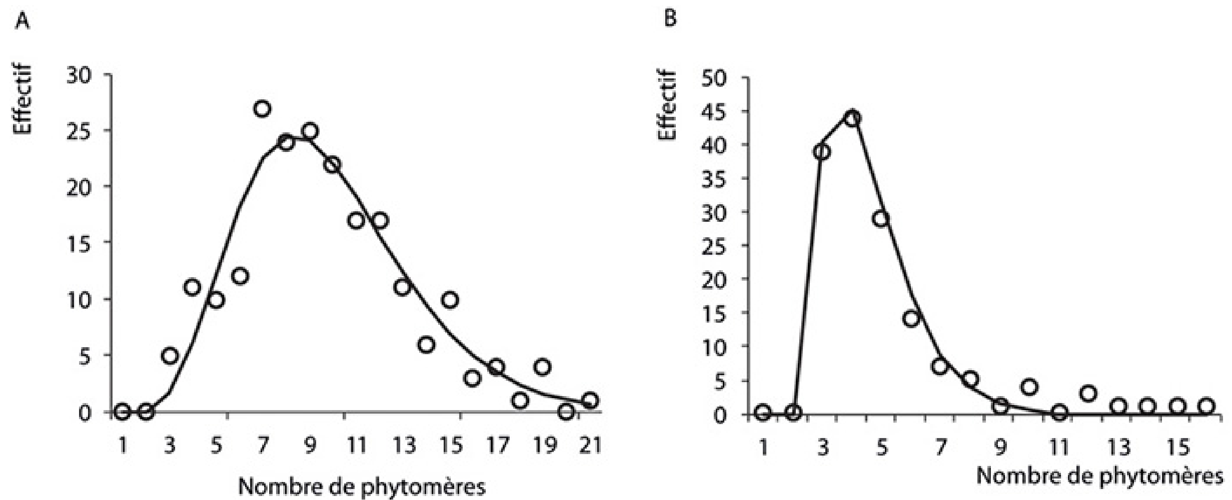



**Figure 12.53.** Deux UC consécutives d'une pousse annuelle bi-cyclique sur le tronc du teck sont différentes.

Ajustement des distributions de phytomères par UC du tronc à des lois binomiales négatives pour l'UC1 **a** et l'UC2 **b** de la pousse annuelle. Celles des UC 2 sont plus courtes. Les distributions sont du même type sur les autres âges physiologiques.

### Taux de polycyclisme

Le taux de polyclisme varie selon l'âge physiologique. Il est de 70 % pour les axes 1, de 50 % pour les axes 2 et 0 % pour les axes courts.

### Intensité de la ramification

Chez le teck, le taux de ramification des phytomères du tronc dépend de l'âge physiologique de l'axe ramifié. On observe que 80 % des phytomères ne sont pas ramifiés. Les taux de ramification pour un méristème axillaire sont d'après les observations, pour les axes de type 2, 3, 4 respectivement : *a* = 0,054, 0,091, 0,055. Un même phytomère peut porter deux axes qui diffèrent selon l'âge physiologique, mais on observe que l'on a 65 % de chance d'avoir des types d'axes appareillés. Ces taux de ramifications font que le nombre de branches portées par une UC est proportionnel à son degré de développement (figure 12.54).

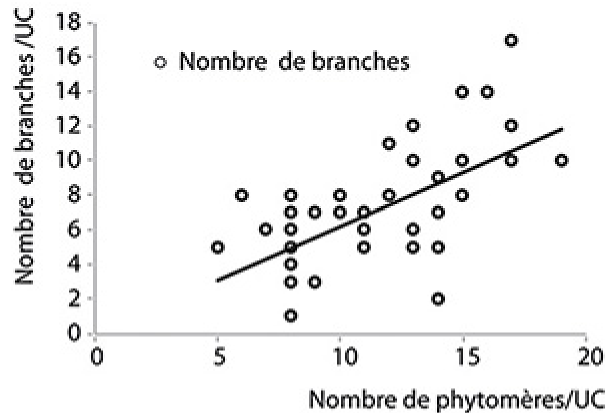



**Figure 12.54.** Nombre de branches portées par une UC du tronc en fonction de son nombre de phytomères.

Les ○ sont les observations. La tendance est linéaire, mais la dispersion due aux faibles taux de ramifications provoque une forte dispersion.

Ces données sur le fonctionnement des méristèmes sont suffisantes pour simuler le développement de l'architecture et pour fournir les informations nécessaires au calcul de la demande.

### Schéma de croissance

Le pas de temps de croissance du phytomère est le cycle de développement. Les débuts de développement des premières UC des pousses annuelles sont synchrones, mais les arrêts sont stochastiques et distribués selon les lois binomiales négatives identifiées. Les feuilles s'arrêtent toutes de fonctionner au bout de 36 CD, ce qui marque la fin de la période de croissance. Le 37$^{e}$ CD marque la pause annuelle. Les paramètres de l'activité des méristèmes, permettent de calculer la structure potentielle (chapitre 6).

### Établissement des séries organiques

Il y a deux types d'organes les feuilles et les entrenœuds. Si on peut mesurer les entrenœuds le long des axes grâce aux cicatrices foliaires, ce n'est pas le cas des feuilles qui ne sont présentes que sur la dernière pousse annuelle. Elles sont donc sous-représentées par rapport aux entrenœuds. Pour simplifier, l'organe feuille comprend le pétiole et le limbe. Si le détail au niveau phytomère est possible les premières années, à la 5eme année, à raison de 37 CD par pousse, cela donne un tronc potentiel proche de

200 phytomères. À ce niveau de détail, il est impossible de suivre la croissance du teck car les mesures à effectuer dépassent les capacités des observateurs. Les mesures sont alors réalisées au niveau assemblé de l'UC qui devient un compartiment de phytomères. Deux types de séries organiques sont utilisées : les phytomères le long des UC (séries simples) et les UC le long des axes (séries composées). Les phytomères (séries organiques simples) ont été mesurés sur les tecks de 1 an. Les poids des UC cumulés en entrenœuds et en feuilles (aux extrémités des axes) ont été mesurés sur des arbres de 2 et 5 ans (séries organiques composées). Le nombre d'individus observables pour la croissance où il faut peser les organes est restreint comparé à celui pour le développement où il n'y a que des comptages à effectuer. Les échantillons pour constituer les séries organiques portent sur 6 arbres.

### Calibration du modèle de croissance

La calibration du modèle, par le logiciel Gloups, utilise les moindres carrés. Celle-ci est ici mono ou multi-stades de développement.

### Paramètres obtenus empiriquement

Le poids spécifique $\varepsilon$ de la feuille, qui correspond à une épaisseur, est estimé à $\varepsilon = 0{,}015 g/cm^2$ en poids sec à partir de la relation poids et surface des feuilles.

Le coefficient d'extinction de la lumière $k$, intervenant dans la loi de Beer, est fixé à : $k = 1$.

L'allométrie des rapports longueurs/volume des entrenœuds est fixée à une valeur moyenne, à cause de sa variabilité. On pose : $\lambda = -1$ ce qui donne une même longueur à tous les entrenœuds d'une UC. Le poids de la graine est fixé à $Q0 = 1$ g. La qualité de l'ajustement, comme on l'a dit, est peu sensible à cette valeur initiale.

### Paramètres sources-puits cachés

Ces paramètres nécessitent l'utilisation du modèle pour être estimés par les MCP. Ce sont les paramètres sources *r, Sp* et les puits des organes avec leur variation, le puits des cernes et le paramètre $\lambda$. Un point nouveau à traiter est que le teck jeune n'est pas contingenté par une forte densité comme pour

les grandes cultures. Le calcul à *Sp* constant échoue en ajustement multi stades de développement par les MCP. Il faut donc rechercher une fonction paramétrique apte à suivre l'évolution de *Sp*. Par intuition, la forme de cette fonction est en U, comme pour l'érable du paragraphe précèdent. L'équation de *Sp* est une adaptation de la loi bêta décrite au chapitre 5. La calibration des paramètres a porté sur les stades de développement 1, 2 et 5 ans.

### Calibration mono-stade du teck d'un an

Les tecks d'une année ne ramifient pas et sont décrits par un seul âge physiologique (le tronc). Sur ce stade jeune les mesures sont réalisées au niveau du phytomère. Les 6 tiges de même âge sélectionnées ont une distribution monocyclique assez régulière en nombre d'entrenœuds assimilée à une loi binomiale positive décalée ($d$ = 13, $K$ = 10, $c$ = 0,5). Cette distribution est une loi d'arrêt qui combine le processus de Bernoulli avec l'arrêt d'activité du méristème. Il importe de remarquer que cette sélection n'est pas conforme à la distribution naturelle observée du fait de la sélection orientée des individus, elle est plus groupée. Les paramètres sources-puits étant (par hypothèse) indépendants des paramètres de l'activité des méristèmes, cela n'a pas d'importance, mais il faut calibrer les paramètres sources-puits sur cette distribution.

Les unités de croissance comprennent ici au maximum 23 phytomères, dans la sélection le deuxième cycle est absent. Les feuilles ont une durée de fonctionnement estimée de 24 CD. Les organes ont une durée d'expansion estimée à 15 CD pour les fonctions de variation des puits.

Les séries organiques des feuilles et des entrenœuds représentent 46 données ajustées par 6 paramètres. Les deuxièmes paramètres de la loi bêta sont fixés à la valeur 3. Ce deuxième paramètre est en général trop peu sensible pour pouvoir être estimé.

La figure 12.55 montre que les séries organiques sont correctement ajustées par les MCP. Il n'est pas possible de calculer *Sp* qui est fixé arbitrairement à une grande valeur (tableau 12.12). La croissance secondaire est modélisée par les éléments de cernes. À chaque feuille correspond un élément de cerne avec un puits constant $p_c$ qui ne dure qu'un cycle de développement.

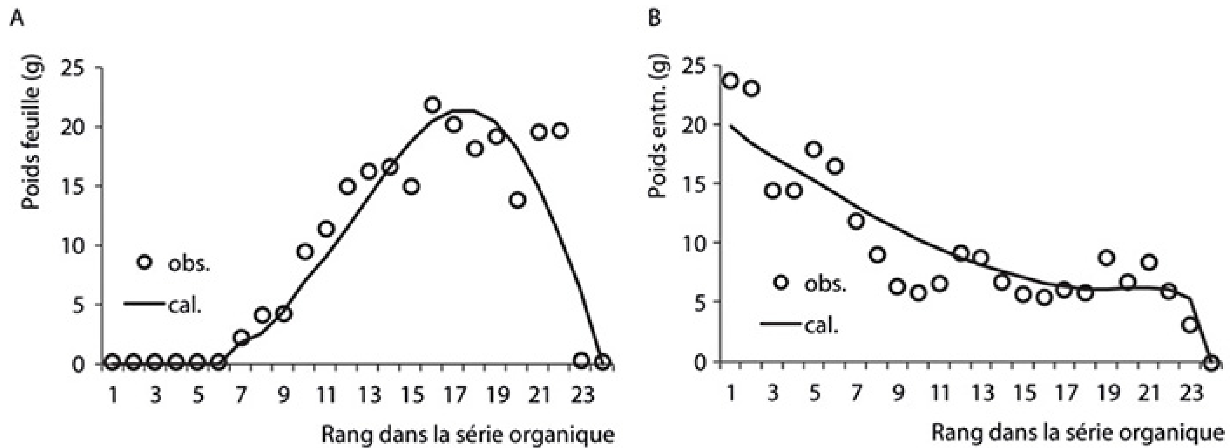



**Figure 12.55.** Ajustements des séries organiques observées (○) et calculés (lignes) des feuilles **a** et des entrenœuds **b** de tiges de teck de 1 an.

Les premières feuilles sont sénescentes et ne figurent pas. Les suivantes s'accroissent en poids conformément à l'augmentation de *Q/D*. Les dernières feuilles sont grandes à cause du prolongement de l'expansion de la feuille après l'arrêt de l'allongement de la tige. Le phénomène n'est pas visible sur l'entrenœud dont la durée d'expansion est courte. La croissance secondaire est visible sur les premiers entrenœuds à la base de l'UC.

Tableau 12.13. Paramètres sources-puits du teck de 1 an

| | *r* | *Sp* | *Q0* | $B_a1$ | $B_e1$ | $p_c$ | $p_e$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Paramètres | 136.8 | 100000 | 1 | 1.89 | 0.95 | 0.18 | 0.44 |

(Les deuxièmes coefficients des lois bêta de la variation des puits *Bb2* et *Bi2* sont fixés à 3).

Les paramètres de la variation des puits sont conformes aux observations. La faiblesse du rapport $B_{e1}/(B_{e1} + 3)$ indique un début d'expansion rapide pour l'entrenœud qui s'amortit rapidement, alors qu'elle est plus lente pour la feuille. La figure 12.31 montre l'effet de l'arrêt du développement sur la dimension des organes. Les dernières feuilles sont grosses car elles ont continué leur expansion après l'arrêt du fonctionnement du méristème. En revanche, les derniers entrenœuds formés restent petits à cause de la forme de la variation du puits qui limite l'expansion. Par ailleurs, l'effet de la croissance secondaire est net sur la croissance du poids des entrenœuds en fonction du rang à partir du sommet.

Calibration multi-stades du teck à 2 et 5 ans.

Des mesures complètes de séries organiques sur les UC ont été effectuées sur des individus de 2 à 5 ans. Pour l'arbre de 5 ans, il y a trop de phytomères pour travailler à cette échelle. Les feuilles sont peu nombreuses par rapport aux entrenœuds car elles ne sont présentes que sur la dernière pousse. Les ajustements se font sur les poids des organes cumulés au niveau des unités de croissance UC 1 et UC 2 en tant que compartiment d'organe (feuille ou entrenœud). On obtient donc des séries organiques composées d'UC sur les axes. Cependant à cause de la néoformation, on ne peut comme pour l'érable simplifier le développement en attribuant un méta-cycle de développement par unité de croissance. On garde donc le cycle de développement du phytomère et les lois de variations de puits établies sur la première année à l'échelle du phytomère. Celles-ci en effet ne peuvent être déduites du poids seul des compartiments. La ramification n'apparaît qu'à partir de la deuxième année. Il y a 4 types d'axes (âges physiologiques) et seulement un ordre de ramification (l'ordre 2). Les paramètres inconnus sont donc les puits des feuilles et les puits des entrenœuds sur les UC 1 et les UC 2 (15 inconnues), le puits des cernes et le mode de répartition (2), la résistance *r*, la surface *Sp*. Ce qui donne 19 paramètres à estimer. Mais certains paramètres sont estimés directement par allométrie entre les âges physiologiques, ce qui ne donne finalement que 9 paramètres à estimer. Comme on travaille au niveau du compartiment UC, les nombres de mesures sont 29 au niveau du compartiment d'entrenœuds et 9 au niveau du compartiment de feuilles.

Les MCP ne convergent pas vers une solution si on recherche une valeur unique pour *Sp*, ce qui est généralement le cas des grandes cultures herbacées à forte densité (chapitre 5). Comme dans le cas de l'érable, la surface de production *Sp*, grande au début diminue puis augmente avec l'étalement de la couronne. On rappelle la formule empirique suivante dont la forme flexible est supposée adaptée à la variation de *Sp* :

$$Sp(x) = S\max\left(1 - \frac{SF(x) - S\min}{S\max - S\min}\right) + S\min\left(\frac{SF(x) - S\min}{S\max - S\min}\right)$$

avec $SF(x) = S\min\left(1 - \frac{B(x) - B\min}{B\max - B\min}\right) + S\max\left(\frac{B(x) - B\min}{B\max - B\min}\right)$,

et $B(x) = \left(\frac{(x-0.5)}{T}\right)^{BaSp_1} \cdot \left(1 - \frac{x-0.5}{T}\right)^{BbSp} \cdot \frac{1}{T}$.

La fonction *B*(*x*) en forme de cloche admet dans l'intervalle [1,*T*] un minimum *Bmin* et un maximum *Bmax* qui dépendent des paramètres *BaSp* et *BbSp*. Il est possible de calculer par les moindres carrés ces paramètres *BaSp*, *BbSp* qui optimisent l'ajustement des séries organiques composées d'UC. *Smin* et *Smax* peuvent être fixés empiriquement. Les MCP convergent bien et trouve les valeurs des paramètres *BaSp* et *BbSp* en même temps que les autres paramètres sources-puits.

**Tableau 12.14.** Nombre moyen de phytomères produits à 5 ans par le teck en fonction de l'âge physiologique des méristèmes

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Âges physiologiques | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Nombre de phytomères | 78,4 | 100,2 | 116,2 | 55,1 |

Le nombre de phytomères théoriques produits par l'automate botanique stochastique et par âge physiologique à 5 ans est donné en tableau 12.13.

La forme en U de la courbe *Sp* (figure 12.56) dépend de 2 paramètres de forme : *BaSp* et *BbSp* qui sont calculés en même temps que les autres paramètres sources-puits. Les surfaces *Smin* = 1000 $cm^2$ et *Smax* = 15000 $cm^2$ ont été fixées empiriquement, car elles n'étaient pas incluses en tant que paramètres cachés. Le coefficient λ est voisin de 1 ce qui montre que l'on est proche de la loi de Pressler.

**Tableau 12.15.** Paramètres sources-puits du teck à 5 ans (ajustement multi-stades)

| **Paramètres** | **Axe 1** | **Axe 2** | **Axe 3** | **Axe 4** |
|---|---|---|---|---|
| Puits feuille $p_a$ | 1 | 0,78 | 0,62 | 0,59 |
| Puits entrenœud $p_e$ | 7,2 | 4,2 | 5,5 | 1,5 |
| Puits cernes $p_{c1}$ | 1,7 | | | |
| λ | 1,17 | | | |
| Coefficient cernes $p_{c2}$ | 1 | 0.7 | 0.7 | 0.7 |
| Résistance *r* | 50 | | | |
| Surface *Sp : maxSp* | 15000 | | | |
| Surface *Sp : minSp* | 1000 | | | |
| Surface *Sp : BaSp* | 1,19 | | | |
| Surface *Sp : BbSp* | 2,33 | | | |
| *Q*0 | 1 | | | |

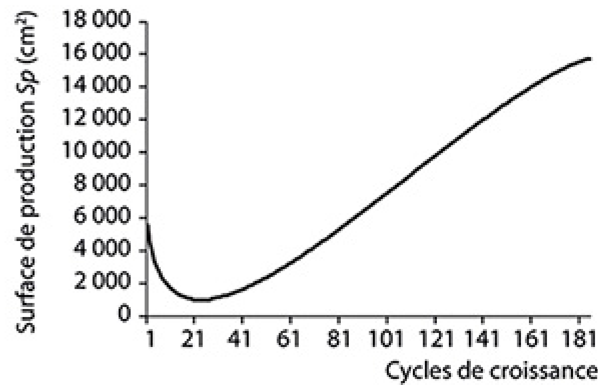



**Figure 12.56.** La variation de la surface de production Sp qui est cachée est due aux coefficients de forme *BaSp* et *BbSp* de la fonction Sp et optimisés par les MCP.

Sa forme minimise l'erreur entre les observations et les calculs des séries organiques des UC.

Il n'y a pas d'effet du polycyclisme sur la taille des feuilles. L'effet sur la réduction des entrenœuds est important. Les puits des entrenœuds sont multipliés par le facteur 0,11 pour le deuxième cycle. Ce paramètre, qui ne figure pas dans le tableau 12.15, est également calculé par les MCP. On le considère comme une allométrie.

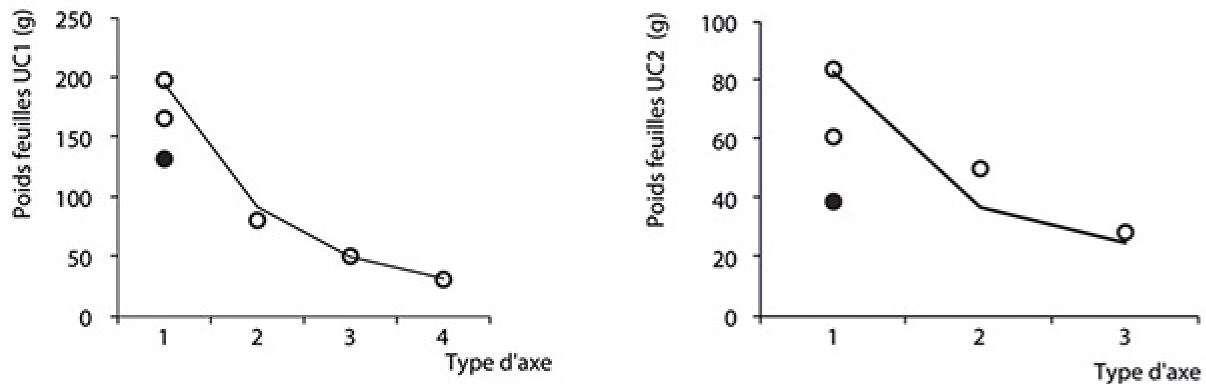



**Figure 12.57.** Ajustements multi-stades (2 et 5 ans) des poids en feuilles des UC1 et UC2 observées (○) avec les valeurs calculées (● et lignes) pour les 4 catégories d'axes du teck.

Le poids des feuilles de l'UC diminue avec la catégorie d'axe et en fonction du numéro du cycle de l'UC sur la pousse annuelle.

Les ajustements des séries d'UC organiques sont affichés en figures 12.57 et 12.58 respectivement pour les feuilles et les entrenœuds. Les paramètres calculés permettent de bien représenter la répartition de la biomasse dans la

structure de l'arbre au niveau des UC. Le tronc concentre la plus grosse partie du poids à cause de l'effet de la croissance secondaire.

Par ailleurs, la courbe *Sp* injectée dans le calcul du Teck à un an permet même d'améliorer son ajustement.

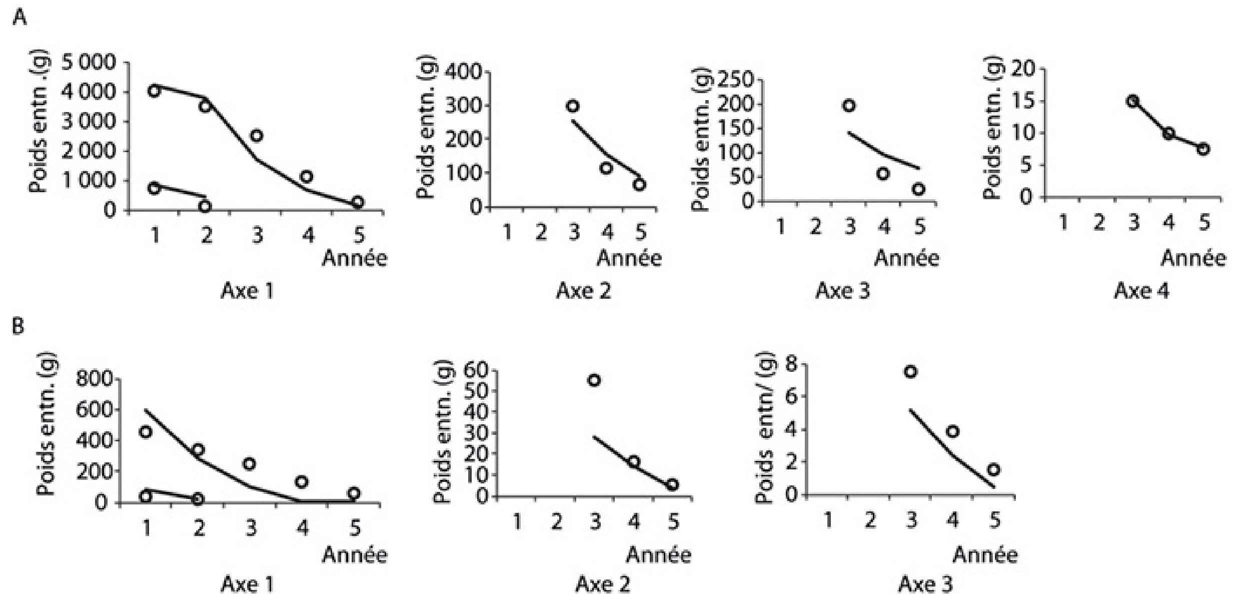



**Figure 12.58.** Ajustements multi-stades (2 et 5 ans) des poids des entrenoeuds des UC 1 et des UC 2.

**a** : poids en entrenœuds des UC 1 et **b** : poids des UC 2 observées (○) avec les valeurs calculées (lignes) pour les 4 catégories d'axes du teck. Le poids des entrenœuds de l'UC diminue avec la catégorie d'axe et en fonction du rang de l'UC sur la pousse annuelle.

Les MCP exploitent des nombres par catégorie d'ordre de grandeur très différents. Les poids des séries organiques composées sont de l'ordre de 2000 g sur les axes 1, 200 g sur les axes 2 et 3 et 20 g sur les axes 4 des UC 1 ; sur les UC 2, ils sont environ dix fois plus faibles.

Les ajustements mono-stade à un an et multi-stades à cinq ans du teck donnent des valeurs différentes pour la résistance et les puits des entrenœuds. Dans le dernier cas, le puits des entrenœuds est plus fort, ce qui entraine évidemment une diminution de *r*. Une explication possible est que la dessiccation des entrenœuds des UC de la tige de un an est complète, alors que les UC du tronc de cinq ans sont volumineuses et surement plus difficile à déshydrater. Le problème ne se pose évidemment pas pour les feuilles.

Par ailleurs, la courbe *Sp* injectée dans le calcul du teck à un an permet d'améliorer son ajustement.

### Simulation du teck

Les valeurs des paramètres du développement et de la croissance trouvées par calibration sur les données permettent de simuler l'architecture du teck dans l'intervalle 1 à 5 ans. Les allométries ont été fixées pour obtenir le bon ordre de grandeur en hauteur de tronc et diamètre à la base.

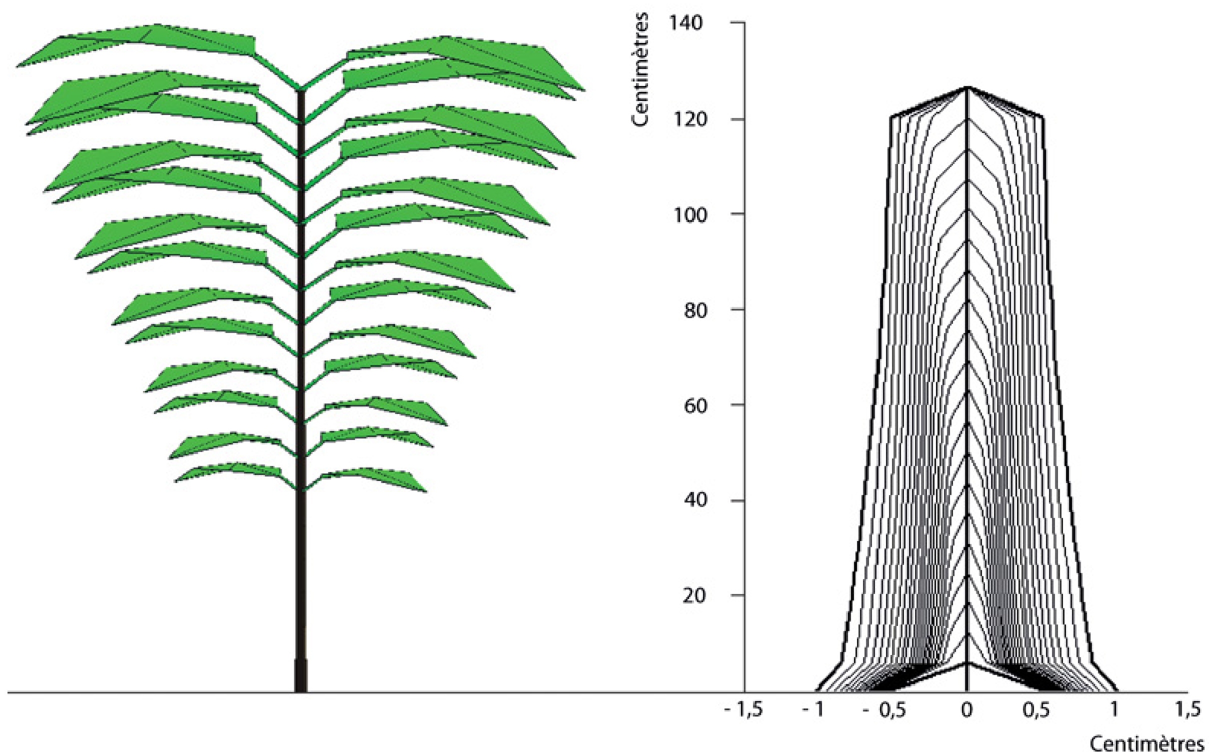



**Figure 12.59.** Simulation du teck âgé d'un an.

On observe la chute des feuilles à la base de la tige et l'augmentation de leur taille en fonction de leur rang. Le profil des cernes montre les parts dues à la moelle et à la croissance secondaire dans l'augmentation du diamètre de la tige (logiciel Gloups).

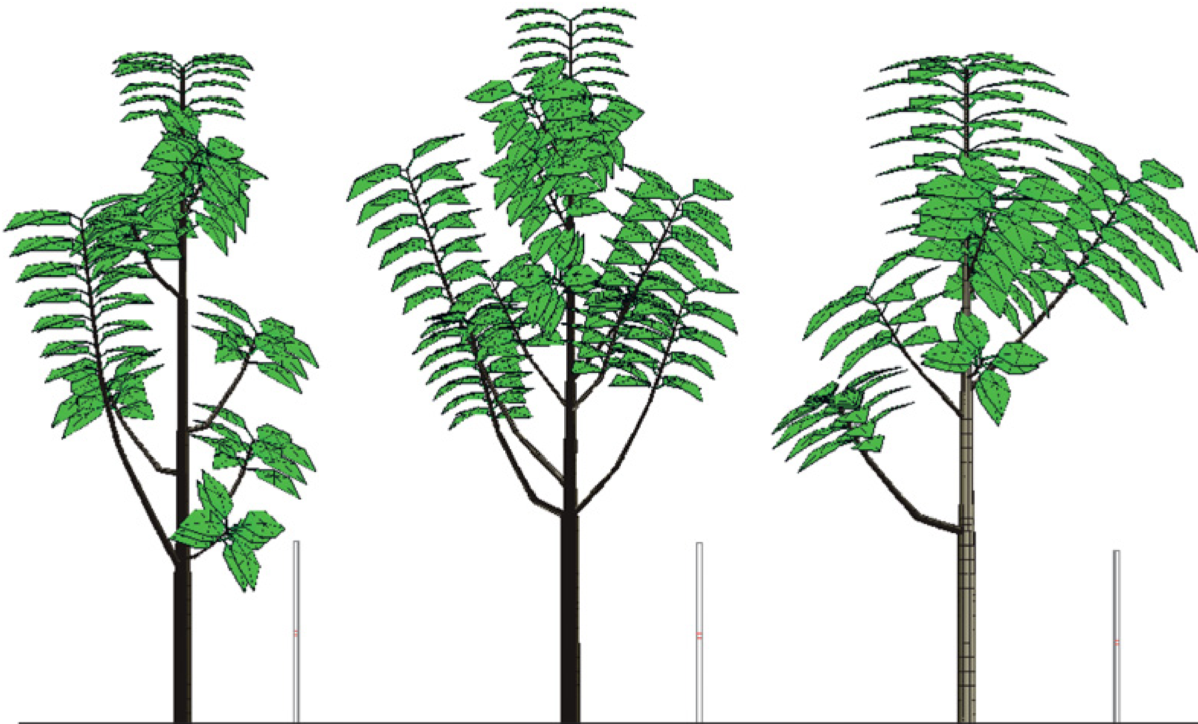


**Figure 12.60.** Trois simulations aléatoires du teck à 5 ans.

Les arbres sont issus du fonctionnement stochastique de l'automate botanique. Celui-ci génère dans les bonnes proportions les différentes catégories d'axes le long de la tige. Toutefois les couplages entre méristèmes ne sont pas pris ici en compte, ce qui est sans influence sur le nombre de rameaux émis (logiciel Gloups).

La figure 12.59 montre une simulation aléatoire du Teck à un an. Les feuilles croissent en poids de bas en haut et les entrenœuds diminuent. C'est le résultat combiné des fonctions de variations de puits différentes selon le type d'organe et de la croissance secondaire.

La figure 12.60 montre trois simulations stochastiques du Teck à 5ans. Ici la part stochastique dans le développement est à son maximum de complexité. Les unités de croissance ont des nombres de phytomères qui suivent des lois binomiales négatives indexées sur l'âge physiologique et le rang du cycle. L'intensité de la ramification dépend également du type d'axe. L'analyse des séries organiques a fourni les paramètres sources-puits qui pilotent la croissance.

Le chapitre 13 présente d'autres plantes dont la croissance a été reliée aux paramètres de l'environnement (maïs, chrysanthème, tomate, etc.). Certaines plantes, faute de place, n'ont pas pu être retenues dans ce chapitre

comme : le colza (Jullien *et al*., 2011), le hêtre (Letort *et al*., 2008), le peuplier (Gang *et al*., 2011), la vigne (Pallas *et al*., 2009), le pin (Wang *et al*., 2011 et Guo *et al*., 2007), l'arabette (Christophe *et al*., 2008), le blé (Kang *et al*., 2008), la tomate (Dong *et al*., 2008), le *cecropia* (Letort *et al*., 2012).




**Figure 12.61.** Diverses plantes modélisées par le modèle GreenLab et non représentées dans ce chapitre.

**a** : betterave (ITB), **b** : *Arabidopsis* (Ensam), **c** : tomate (CAU, Chine), **d** : blé (CAU), **(e)** : chrysanthème (U. de Wageningen), **(g)** : vigne (Inra-SupAgro), **(h)** : pin (CAU et CAF).

## ⏩ À retenir

Dans des conditions de cultures non limitantes, l'étude de la croissance des plantes s'affranchit des paramètres environnementaux, à savoir des disponibilités de la lumière, de la température et de l'eau. L'architecture de la plante est le résultat de l'accumulation d'étapes de construction qui sont des cycles de croissance et de développement, sans référence au temps calendaire et pendant lesquels la biomasse est produite et répartie dans la structure.

Le modèle GreenLab a été appliqué sur diverses plantes cultivées dont il identifie et estime les paramètres de l'activité des méristèmes et du fonctionnement sources-puits des organes, à partir des mesures effectuées sur l'architecture. Les données sont assimilées sous forme de cimes ou de séries organiques. Il faut souvent établir des masques à l'automate botanique pour s'adapter à des structures particulières (poivron, concombre, …) Des structures différentes peuvent avoir la même production d'organes et dans certain cas on peut simplifier l'automate botanique, comme pour le poivron ou le riz, et produire les mêmes séries organiques.

Les paramètres estimés lient la production végétale à la croissance et l'architecture des plantes. Ils offrent au généticien et à l'agronome de nouveaux outils pour la sélection et l'amélioration de l'efficacité des modèles de cultures, où les séries organiques peuvent prendre la relève des compartiments d'organes. La méthode permet d'opérer par sondages dans l'architecture, ce qui la rend opérationnelle même si la mortalité s'installe pendant le développement.

La bonne qualité des ajustements des cimes et des séries organiques mesurées sur les différentes plantes cultivées, par leurs homologues issues du modèle, démontre que celui-ci est bien adapté et ses hypothèses validées. Il reste que cette étude suppose un environnement homogène standard ($E = 1$), et donc l'efficience climatique ($1/r$) estimée, si elle suffisante pour ajuster les séries organiques, n'est pas reliée aux paramètres environnementaux. Ceci fait l'objet du chapitre 13. Un travail de statistique important reste à faire sur les études de sensibilité et de précision sur les paramètres du modèle, selon la taille des échantillons récoltés.

Un point fort du modèle GreenLab est le calcul de l'interception de la lumière par la plante qui se base sur la notion de « surface de production *Sp* » et l'efficience climatique (lumière pour la LUE et l'eau pour la WUE). Cette notion *Sp* trouve sa confirmation par le fait que dans les cas étudiés, le modèle retrouve par méthode inverse, la densité de plantation dans le cas des grandes cultures, ou l'évolution de la surface de projection dans le cas des plantations forestières.

Un autre point fort du modèle est la prise en compte du stochastique sans lequel l'architecture végétale ne peut être abordée en pratique. La méthode de constitution des séries organiques et des cimes à partir des mesures sur

l'architecture de la plante ne change pas, que le développement soit stochastique ou déterministe, de plus elle est indépendante du modèle architectural et de ses réitérations. Elle implique toute fois que pour une plante donnée les notions d'âges physiologique et de pool commun aient un sens.

Il existe des paramètres qui se mesurent empiriquement : ce sont les temps de fonctionnement des organes, les allométries, etc. D'autres paramètres sont cachés et sont estimés par méthode inverse (l'efficience climatique 1/*r*, la surface de production *Sp*, les puits et leurs variations.

La stabilité des paramètres ne peut s'apprécier que sur des calibrations multi-stades de croissance. Elle s'observe chez les herbacées, mais chez les arbres, sur des durées de croissance longues, certains paramètres évoluent le long des cycles de développement (surface de production, puits des cernes).

Les paramètres peuvent varier considérablement d'une espèce à l'autre. Ainsi le temps d'expansion des feuilles d'une graminée ne dure guère plus de deux cycles alors qu'il dure une centaine chez le tournesol. Le profil des séries organiques le long des tiges est entièrement dépendant de la durée d'expansion des organes et de l'évolution de l'offre et de la demande (*Q/D*). La taille d'un organe n'est pas simplement une donnée génétique, elle peut aussi être multipliée par dix sous l'effet d'une taille par exemple, tout dépend de la durée d'expansion. Ainsi chez les graminées, il n'y a aucune plasticité possible. La dernière feuille sous l'épi est en général la plus grande, l'épi ne rentre pas en compétition avec elle car son expansion est déjà achevée lorsqu'il grossi. Si on supprime l'épi d'un maïs à sa naissance, la plante meurt, elle est empoisonnée par l'excédent de matière produite par les feuilles, car il n'y a plus d'organes disponibles en expansion pour l'accueillir (communication Y. Guo, CAU). Mais chez un tournesol le capitule entre en compétition par son puits important avec les dernières feuilles sous-jacentes dont la durée d'expansion est grande et les empêche de se développer. Ces petites feuilles deviennent les plus grandes après l'ablation du capitule.

Le modèle de croissance secondaire, basé sur les éléments de cernes s'est montré bien adapté aux plantes ligneuses étudiées. Les croissances primaires (moelle) et secondaires (cernes) des entrenœuds sont clairement

estimées et séparées. Sur une longue période de croissance les éléments de cernes ont des puits qui s'amortissent chez l'érable à sucre.

Ce chapitre montre que le modèle GreenLab est rendu à un stade opérationnel sur les herbacées et les arbustes. Pour les arbres ce n'est pas encore le cas, même si les exemples traités (l'érable, le teck, etc.) sont prometteurs. D'une part, la base de données en est à son commencement, elle est plus difficile à constituer, et d'autre part, le traitement des données est beaucoup plus lourd. À partir d'un certain volume, l'arbre ne peut être traité qu'en pièces détachées (mode matrice), car la structure topologique ne peut être calculée explicitement (mode liste), mais les notions essentielles et utiles aux forestiers (le profil des cernes du tronc sa hauteur, son diamètre à la base, le volume du houppier) peuvent être calculées par le modèle. Au chapitre 6, on montre comment adapter au modèle les arbres qui présentent la pré- et la néo formation. Un certain nombre d'espèces d'arbres forestiers et fruitiers sont donc accessibles au modèle GreenLab pourvu que les conditions de l'expérimentation assurent une homogénéité entre les individus répétés qui permet la modélisation.

# Chapitre 13

# Le passage de la plante au peuplement

PAUL-HENRY COURNÈDE, PHILIPPE DE REFFYE

YunTao Ma, Lu Feng, Charlotte Baey, Hervé Rey, MengZhen Kang, Ep Heuvelink, Frédéric Blaise, Sébastien Griffon, Marc Jaeger, Jean-François Barczi, Hua Jin ont contribué à ce chapitre

Dans le chapitre 12, la croissance de la plante est pilotée d'une façon autonome par des cycles qui correspondent à des étapes de construction, sans référence à la durée calendaire ou au contexte climatique. Dans des conditions non limitantes, cette méthode est suffisante pour identifier les relations sources-puits à partir des mesures et reconstituer correctement les séries organiques et l'architecture de la plante. Mais le système ne permet pas d'extrapoler au-delà des observations. Il s'agit ici de replacer la plante dans un contexte écophysiologique où les paramètres environnementaux (température, lumière, eau) non limitants, dirigent le développement et la croissance afin d'accéder à la production dans des conditions de serre ou de champ. L'action de ces paramètres a été définie au chapitre 5. Le développement de la plante est régularisé par la transformation du temps calendaire (jours) en temps thermique (somme des températures), ce qui permet de définir la notion de cycle. Pendant un cycle un méristème produit un phytomère et une feuille reçoit une quantité d'énergie proportionnelle à la radiation accumulée pendant la durée du cycle. La plante pousse en fonction des paramètres environnementaux, ce qui permet de calculer sa production.

Ce chapitre aborde le passage de la plante au peuplement pour simuler la production végétale. Pratiquement, il faut établir un lien entre le modèle structure fonction GreenLab qui travaille au niveau de l'organe individuel et les autres modèles de cultures qui travaillent au niveau des compartiments d'organes produits par $m^2$, et prédisent les récoltes en fonction des paramètres environnementaux (lumière, température, eau, densité de plantation). Il s'agit donc d'insérer la plante individuelle dans un peuplement végétal qui se présente comme une parcelle agronomique en champ ou une chapelle en serre.

Les modèles de culture de l'agronomie : Stics (Brisson *et al*., 1998), Pilote (Maihol *et al*., 1996), Tomsim (Heuvelink, 1996), Apsim (Keating *et al*., 2003), Irribet (Jeuffroy *et al*., 1996, 2011) s'appuient essentiellement sur l'utilisation de l'indice foliaire (*Leaf Area Index*, LAI) pour prédire la production de biomasse au $m^2$ en tenant compte de la radiation, de la température et des intrants essentiels (irrigation, engrais, etc). La fraction utile de la production (feuilles, fruits, racines, bois, etc.) qu'on appelle indice de récolte (*Harvest Index*, HI) donne le rendement de la parcelle. Le ratio biomasse/$m^2$, les indices foliaires et de récolte sont suffisants pour un modèle comme Pilote pour prédire la récolte en fonction d'un scénario climatique qui intègre le stress hydrique. Le LAI est directement mesuré en champ par un appareil (le Li-Cor), ce qui permet d'estimer l'interception de la radiation par le couvert afin de calculer la production. L'approche Pilote force le fonctionnement du peuplement à partir du suivi du LAI mesuré, dont on suppose qu'il suit les sommes de températures. La production est abordée comme une cinétique. Certains modèles, comme Tomsim en serre, détaillent la répartition de la biomasse au $m^2$ dans les différents compartiments et estiment le LAI à partir de la biomasse foliaire. Ceci introduit en plus une rétroaction dans le fonctionnement et la production est abordée plus comme une dynamique.

Si les agronomes ont modélisé, avec les modèles de culture, l'action du climat et du sol sur les rendements, ils semblent avoir fait l'impasse sur les composantes du rendement liés à l'architecture de la plante qui interviennent dans le développement sous forme d'avortement dans les méristèmes édificateurs et dans la croissance sous forme de compétition entre organes dans les relations sources-puits. Ces deux composantes essentielles ne sont pas accessibles au niveau des compartiments, mais seulement au niveau des organes.

Sans stress majeur, les modèles de culture largement utilisés en agriculture prédisent correctement l'évolution de la production d'une parcelle. Mais le rendement repose aussi sur les nombres d'organes produits et leurs volumes sont souvent liés à la qualité marchande de la récolte. La variabilité individuelle entre plantes n'est pas prise en compte. D'où la difficulté pour ces modèles d'intégrer l'action des stress dont le résultat est de provoquer des avortements au niveau des méristèmes et des organes pendant la croissance, qui perturbent la prédiction des

modèles de culture. Difficulté aussi avec le calcul du LAI quand la densité de plantation n'est pas homogène et que la loi de Beer-Lambert ne s'applique pas.

De leur côté, les modèles structure-fonction (FSPM), comme L_Peach (Allen *et al*., 2006), Vica (Wernecke *et al*., 2000) n'abordent pas le problème de la production d'un peuplement, ils se focalisent sur l'intégration et la simulation des processus physiologiques dans le fonctionnement de la structure végétale avec un haut niveau de détail. Par exemple, les environnements variables au niveau individuel des feuilles d'une même plante impliquent autant de fonctionnements différents (Chelle, 1997, 1998). Ceci oblige à traiter l'interception de la lumière par le feuillage en utilisant des logiciels de lancer de rayons ou de radiosité. La physiologie intégrée dans ces modèles de plantes structures fonction n'est pas compatible avec celle plus grossière utilisée par les modèles de culture et adaptée au fonctionnement du peuplement.

Le modèle GreenLab fait exception car il établit un pont entre les modèles de fonctionnement des peuplements des agronomes et ceux des modèles architecturaux de la botanique. Un modèle de culture est « comme la projection d'un modèle de plante structure fonction » comme le dit Charlotte Baey (2014) dans sa thèse. Le modèle GreenLab est entièrement compatible avec les modèles de culture. Il vise à les enrichir en permettant aux agronomes de mieux détailler si nécessaire les composantes du rendement basées sur une meilleure connaissance de la plante afin d'offrir de nouveaux critères à la sélection végétale, au phénotypage et à l'optimisation des itinéraires culturaux.

## ⏩ Introduction au peuplement végétal

Un peuplement végétal est constitué d'une collection de plantes, mélange de diverses espèces qui peut être naturel (forêt tropicale, garrigue, etc.), ou artificiel (plantation). Dans les deux cas, il correspond au résultat de la compétition entre individus pour l'accès aux ressources (lumière, eau). Pour pouvoir modéliser le développement et la croissance d'un peuplement, basés sur des méthodes architecturales, il faut trouver des répétitions d'une même plante dans des situations analogues in situ et en nombre suffisant pour pouvoir estimer les paramètres du fonctionnement, sinon rien n'est envisageable. Ainsi, une forêt naturelle est hors de portée à cause de la multitude d'espèces impliquées et de l'ignorance de l'historique de son établissement tant au niveau global, qu'individuel, chaque plante s'étant développée dans des conditions environnementales différentes. Seules les plantations agronomiques sont a priori modélisables, d'abord mono-spécifiques et si possible équiennes, avec des itinéraires culturaux bien contrôlés. Notons qu'on peut ramener le cas des cultures associées ou intercalaires (maïs, soja, caféiers flemingia, etc.) à des peuplements localement homogènes et mono-spécifiques en plantation par bandes.

La simulation d'une plantation hétérogène est évidemment possible théoriquement pour tester des hypothèses mais on quitte le cadre de l'utilisation rationnelle et validée du modèle. Il faut distinguer les grandes cultures herbacées comme la betterave, le maïs, le tournesol et les plantations forestières (épicéa, peuplier).

Pour les grandes cultures, la durée de développement est de quelques mois, les observations sont au niveau du $m^2$ et le sol est recouvert rapidement par le feuillage. En l'absence de stress, les avortements des organes sont négligeables sauf pour les fruits. De plus, il n'y a pas de croissance secondaire. Les données architecturales sont facilement accessibles et les expérimentations sont répétées sur de petites échelles de temps et d'espace.

Pour les plantations forestières (pin, eucalyptus, peuplier, etc.), le cas est plus compliqué. La durée de croissance porte sur des dizaines d'années et les observations sont au niveau de l'hectare. Le développement est complexe (unités de croissance, polycyclisme, etc.) et stochastique avec une mortalité omniprésente des méristèmes et en plus une croissance secondaire (les cernes). Fréquemment, il faut faire des remplacements au cours de l'établissement du peuplement, ce qui rompt l'homogénéité. Enfin, les données architecturales sont difficilement accessibles, il faut opérer par échantillonnage. Les itinéraires culturaux qui nécessitent des dizaines d'années intègrent des éclaircies qui modifient notablement les interactions plante-environnement au niveau du développement de l'architecture. Malgré ces difficultés, la modélisation de la croissance des arbres est réalisable dans le cas d'espèces dont les architectures sont abordables par l'automate botanique (chapitre 12). Il est facile de voir que l'architecture d'un peuplier montre une certaine homogénéité dans son développement stochastique, alors qu'un chêne pédonculé montre une grande complexité.

On se limitera, dans ce chapitre, à l'étude du développement et de la croissance des peuplements mono-spécifiques pour les grandes cultures et équiennes pour les arbres, en tant que collection d'individus. Mais, même à ce niveau, l'homogénéité du peuplement est rompue au niveau individuel par quatre causes :

– le volume de la graine : en début de croissance la production de biomasse est proportionnelle au volume de la graine (paramètre *Q*0) (chapitre 5). Nous supposerons ici que les graines ont un volume égal, suite à une calibration ;
– la variabilité de l'environnement local : lumière, eau, nutriments. Nous supposerons que l'environnement est homogène dans la plantation ;
– la date de germination : si la date de plantation est commune aux plantes, les dates de germination sont plus ou moins dispersées. Or un léger décalage de germination entre deux plantes entraine rapidement une différence de croissance avec un effet exponentiel. Une germination précoce va permettre à une plante d'occuper le terrain et de restreindre l'accès de ses voisines aux ressources (lumière, eau, etc.) et donc de prendre l'avantage ;
– la densité de plantation locale autour d'une plante qui induit une compétition différentiée pour l'accès à la lumière, aux ressources du sol au milieu de ses voisines ce qui modifie sa croissance. Si la notion de densité de plantation est globale, (c'est le nombre de plantes semées à l'hectare), elle n'implique pas la régularité des espacements entre individus plantes. Ceux-ci sont sujets aux défauts de germination et à l'irrégularité inévitable d'un semis. Les plantes qui ont plus d'espace, indépendamment des délais de germination, auront une croissance moins contrainte par la compétition.

Date de germination et densité locale sont deux facteurs importants de la variabilité individuelle dans les plantations mono-spécifiques et équiennes. Ici, les méthodes de l'architecture sont essentielles car elles apportent aux modèles de production des cultures un supplément d'information à laquelle ils n'ont pas accès par leur stratégies de mesures traditionnelles qui sont l'indice de récolte (HI), l'indice foliaire (LAI) et la biomasse produite par compartiment. En effet, l'indice de récolte peut fluctuer beaucoup, pour une même quantité de biomasse produite par unité de surface.

## ⏩ Étude de la croissance du maïs dans son environnement

Le maïs est une des premières plantes qui a été calibrée par le modèle GreenLab et qui a bien contribué à sa validation en agronomie. Elle a été aussi la plus étudiée. Les relations entre le développement, la croissance, l'architecture et l'influence de l'environnement (données climatiques, effet de la densité) ont fait l'objet d'expérimentations répétées sur plus de 6 années (Guo *et al*., 2006), (Ma *et al*., 2007, 2008) à la Chinese Agriculture University et (Feng *et al*. 2014) à l'Irstea avec d'importantes contributions de YunTao Ma (CAU) et Lu Feng (Cirad/CAU).

### Description de la plante

Le maïs est une graminée monocaule pour les variétés cultivées. Après un stade initial feuillé, la tige s'allonge et le développement s'arrête au bout d'une vingtaine de phytomères (nombre fixe dépendant de la variété) suite à la floraison terminale avec formation d'un épi male. La croissance continue et concerne essentiellement la maturation des épis femelles (1 ou 2) apparus au milieu de la tige.

### Données d'observations (Chinese Agriculture University, Chine, Irstea, France)

Les plantes ont poussé en champ à différentes densités dans différentes conditions climatiques, mais non limitantes. Elles ont été récoltées à différents stades de croissance, les mesures portent sur les moyennes de 6 individus. Dans un premier temps, on analyse les séries organiques dans un climat normalisé ($E = 1$), puis on étudie l'effet climatique en relevant les valeurs de $E(i)$ à chaque cycle en prenant comme moteur de la croissance la transpiration observée et l'efficience de l'eau.

### Schéma de développement

Le développement du maïs est déterministe et en bonne relation linéaire avec le temps thermique (figure 13.1). La création d'un phytomère correspond au cycle de développement. Il existe 4 types de phytomères. Après un stade feuillé de 6 phytomères (qui peuvent émettre des racines), la tige s'allonge. Les 9 phytomères suivants portent potentiellement un épi femelle, mais seuls les deux derniers peuvent se développer. Les 5 phytomères suivants ne portent pas d'épis. Le méristème terminal se transforme finalement en épi male au cycle 21, ce qui met un terme

au développement, mais pas à la croissance qui continue au-delà et qui se concentre sur l'épi femelle. Les cycles de croissance, ne sont plus matérialisés par des phytomères. On les obtient en extrapolant la relation linéaire entre le temps thermique et le nombre de phytomères obtenus pendant la phase de développement.

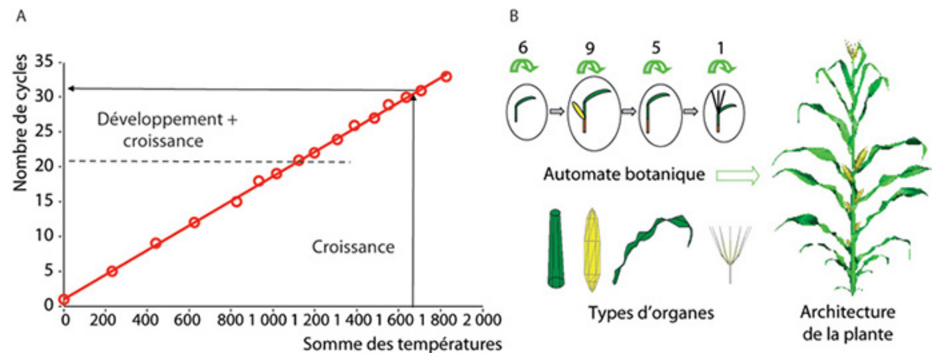



**Figure 13.1.** Éléments pour la modélisation du développement du maïs.

**a** : relation linéaire entre les cycles de croissance et le temps thermique chez le maïs. Au début, les cycles assurent la création et l'expansion des phytomères. Après 21 cycles, seule la croissance est concernée. Grâce à la relation linéaire on attribue un nombre de cycles à un stade de croissance, même après l'arrêt du développement à 21 cycles. **b** : automate botanique du maïs avec répétitions des micro-états et 3 transitions (YunTao Ma).

## Schéma de croissance

Les temps d'expansion des organes du mais sont estimés empiriquement :

– les feuilles et les gaines passent de 5 à 11 CD d'expansion en 9 rangs de phytomères à partir de la base. On attribue les mêmes temps de fonctionnement qui semblent calqués sur les expansions. Les feuilles jaunissent en effet rapidement sitôt l'expansion achevée. On attribue un décalage de 2 CD de retard à l'émergence des gaines qui apparaissent après les feuilles ;

– les entrenœuds passent de 2 à 20 CD d'expansion en 9 rangs de phytomères à partir de la base. Les premiers entrenœuds très courts ont en effet une expansion quasi immédiate ;

– il peut y avoir plusieurs épis à partir du rang 6, comme illustré par l'automate botanique. Mais jusqu'au 13$^{e}$ rang, ceux-ci sont soit avortés soit très réduits. La plante a donc un seul ou deux épis à égalité des cas. Ils concentrent la quasi-totalité de la biomasse des fruits. Lorsqu'il y a deux épis, ceux-ci sont adjacents et pour simplifier on concentre leur biomasse sur le 15$^{e}$ rang pour éviter le recours à l'analyse stochastique sans perte notable de précision. On considère donc qu'il n'y a qu'un seul épi. Ce dernier montre un retard à l'expansion de 4 CD et une durée de maturation de 18 CD.

Pour calculer la demande, il est indispensable de tenir compte des variations du temps d'expansion observé des organes, sinon l'ajustement avec les moindres carrés est rendu impossible.

### Établissement des séries organiques

Les séries organiques simples s'établissent facilement en pesant, selon leur rang, les limbes, les gaines, les entrenœuds et les capitules. On prend en compte le poids des compartiments dans l'optimisation des paramètres.

### Estimation des paramètres du modèle chez le maïs

#### Paramètres mesurés empiriquement

Le poids spécifique de la feuille $\varepsilon$ qui correspond à une épaisseur est déduit du rapport poids frais/surface. Il est estimé à $\varepsilon = 0{,}024 \text{g/cm}^2$.

#### Paramètres calculés selon une calibration mono-stade

On dispose de mesures au stade 30 CD. Six plantes sont récoltées dont on fait la moyenne. Ces mesures produisent environ 60 poids d'organes à ajuster simultanément pendant le processus de croissance. On peut estimer 11 paramètres. Les deuxièmes paramètres des lois de variations de puits sont fixés empiriquement à la valeur 4.

**Tableau 13.1.** Paramètres sources-puits du maïs (mono-stade).

| Paramètres sources-puits | Valeurs | Variations des puits selon la loi bêta |
|---|---|---|
| $p_a$ puits limbe | 1 | $B_{a_1}$ = 3,1 ; $B_{a_2}$ = 4 |
| $p_g$ puits gaine | 0,61 | $B_{g_1}$ = 3,1 ; $B_{p_2}$ = 4 |
| $p_e$ puits entrenœud | 4,90 | $B_{e_1}$ = 6,7 ; $B_{e_2}$ = 4 |
| $p_f$ puits épi femelle | 199,1 | $B_{f_1}$ = 4,7 ; $B_{f_2}$ = 4 |
| $p_m$ puits épi male | 10,2 | |
| *r* résistance | 27,1 | |
| *Sp* | 4672 | |
| *Q*0 | 5,2 | |

La qualité de l'ajustement se voit en figure 13.2. L'ajustement mono-stade est quasi parfait. Le comportement de la plante moyenne ne diffère guère ici d'une pure plante computationnelle.

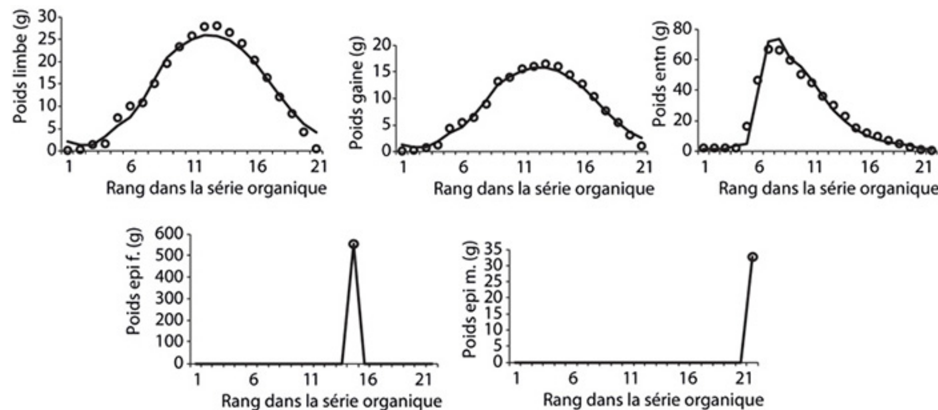



**Figure 13.2.** Ajustement mono-stade d'un maïs à 30 CD de croissance (○ = mesures, lignes = calculs) par le logiciel Gloups (YunTao Ma, CAU).

### Paramètres calculés selon une calibration multi-stades

On dispose en plus du stade final de mesures observé à 30 CD de 4 autres stades intermédiaires. Ces 5 stades de (8, 14, 18, 24, 30 CD) correspondent à 6 plantes récoltées à chaque fois, dont on fait la moyenne et qui sont donc des échantillons indépendants. Notons que la petite parcelle s'est dégarnie progressivement ce qui n'est pas sans conséquence comme on va le voir. Ces mesures produisent environ 250 poids d'organes à ajuster simultanément dans les séries organiques. L'augmentation de la taille de l'échantillon permet de calculer les 2 paramètres des lois bêta qui caractérisent la variation de puits ce qui fait 15 paramètres à estimer.

**Tableau 13.2.** Paramètres sources-puits d'un maïs (multi-stades).

| Paramètres sources-puits | Valeurs | Variations des puits selon la loi bêta |
|---|---|---|
| $p_a$ puits limbe | 1 | $B_{a_1}$ = 2,58 ; $B_{a_2}$ = 7,65 |
| $p_g$ puits gaine | 0,95 | $B_{g_1}$ = 3,64 ; $B_{g_2}$ = 14,1 |
| $p_e$ puits entrenœud | 1,50 | $B_{e_1}$ = 3,61 ; $B_{e_2}$ = 3,81 |
| $p_f$ puits épi femelle | 375,9 | $B_{f_1}$ = 2,90 ; $B_{f_2}$ = 1,16 |
| $p_m$ puits épi male | 10,4 | |
| *r* résistance | 23,5 | |
| *Sp* | 2180 | |
| *Q*0 | 0,99 | |

Ces ajustements se visualisent sur la figure 13.3 et sont de bonnes qualités.

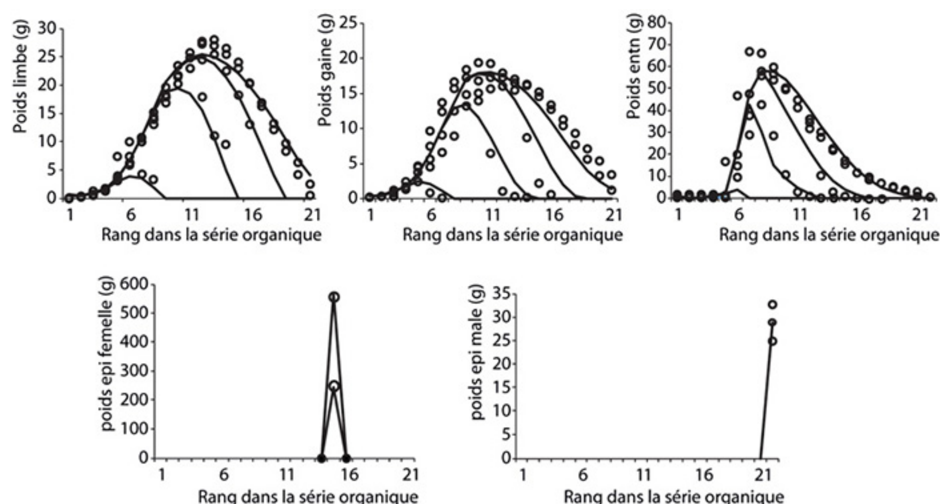



**Figure 13.3.** Ajustement multi-stades des séries organiques d'un maïs à 30 CD de croissance (○ = mesures, lignes = calculs) par le logiciel Gloups (YunTao Ma, CAU).

Les valeurs des 15 paramètres sont des constantes qui contrôlent bien les ajustements des séries organiques pendant la croissance. Si on compare les deux tableaux, on constate de fortes différences. Le paramètre *r* varie peu, mais le paramètre *Sp* est divisé par 2. Ceci s'explique par le fait que la mini parcelle a été dégarnie progressivement au fur et à mesure des prélèvements. La densité de 5 plantes/m$^2$ est bien recalculée en ajustement multi-stades (Sp ≈ 2000 cm$^2$), mais en mono-stade à 30 CD la plante a bénéficié de plus d'espace (Sp = 4600 cm), au fur et à mesure de l'éclaircissage. Il n'est pas possible de calculer la variation du puits de l'épi mâle qui se produit sur un période courte (2 CD). Il est supposé constant.

Pour les autres paramètres, on constate des différences notables. Ceci pose le problème de la précision sur les paramètres et celle-ci n'est pas liée directement à la qualité des ajustements. Comme on l'a dit chapitre 11, l'étude de la précision des paramètres n'est plus du domaine de la modélisation, mais du domaine des statistiques. L'ajustement par moindres carrés fournit dans le cas où les variables sont indépendantes les écarts types associés. Ce n'est pas le cas ici car le poids de chaque organe dépend de 3 paramètres nécessairement liés qui sont la force de puits et les deux paramètres de la variation associée. Nous admettrons pour simplifier que l'ordre de grandeur de l'écart type est restitué et donne une idée de la précision par le coefficient de variation (CV), rapport entre l'écart type sur la moyenne du paramètre. On compare dans le tableau suivant les coefficients de variation associes aux paramètres, dans les cas mono-stade et multi stades, avec les deuxièmes paramètres des lois de variations des puits fixés empiriquement, et multi-stades où les deux paramètres sont calculés. On pose comme précision raisonnable d'avoir des coefficients faibles (CV < 10 %). Les résultats sont donnés pour le cas particulier avec 5 stades, noté « par » et sur une expérience plus générale avec 12 stades de croissance analysés et notés « gen ».

**Tableau 13.3.** Coefficients de variations (CV) sur l'ensemble des traitements sur le maïs dans les analyses mono et multi-stades (5 et 12) avec 1 ou 2 coefficients de variations de puits calculés.

| **Paramètres** | **Mono « par » ; 1 coef (en %)** | **Multi « par » ; 1 coef (en %)** | **Multi « par » ; 2 coef (en %)** | **Mono « gen » ; 1 coef (en %)** | **Multi « gen » ; 1 coef (en %)** |
|---|---|---|---|---|---|
| *r* | 4 | 6 | 6 | 8,1 | 4,3 |
| *Sp* | 9 | 8 | 8 | 10 | 9,8 |
| *Q*0 | 20 | 24 | 25 | | |
| $B_{a_1}$ | 8 | 3 | 20 | 35 | 3,3 |
| $B_{a_2}$ | | | 18 | | |
| $B_{g_1}$ | 8 | 5 | 10 | 19 | 2,2 |
| $B_{g_2}$ | | | 30 | | |
| $B_{e_1}$ | 10 | 3 | 23 | 6 | 1,5 |
| $B_{e_2}$ | | | 22 | | |
| $B_{f_1}$ | 3 | 10 | 13 | 6,2 | 5,1 |
| | | | | | |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| $B_{f_2}$ | | | 290 | | |
| $B_{m_1}$ | | | | | |
| $B_{m_2}$ | | | | | |
| $p_a$ | | | | | |
| $p_g$ | 2 | 4 | 14 | 4,1 | 2,6 |
| $p_e$ | 5 | 3 | 11 | 5,0 | 2,7 |
| $p_f$ | 32 | 50 | 540 | 25 | 18 |
| $p_m$ | 10 | 8 | 17 | 12 | 25 |

Ce tableau montre que l'augmentation de la précision attendue par l'ajustement des séries organiques en calculant les deux paramètres de la variation des puits se fait au détriment de la précision sur ces paramètres. Ceci est lié aux limites de la loi bêta. Il faut fixer empiriquement un des deux paramètres pour obtenir une bonne précision sur l'autre. Le bénéfice de l'ajustement multi-stades par rapport à celui mono-stade sur la précision des paramètres est spectaculaire sur la variation du puits. Pour 5 stades, on divise en moyenne le coefficient de variations (CV) par 2 et pour 12 stades par 10, pour les organes végétatifs. Pour les forces de puits, le CV est divise par 2 pour ces mêmes organes. Deux paramètres sont imprécis : le volume de la graine *Q*0 et la force de puits des fruits $p_f$. Cela est dû au fait que ces organes ne sont présents qu'une fois dans la tige, alors que les organes végétatifs du phytomère (feuilles, gaines et entrenœuds) sont représentés 21 fois. Pour la graine son effet se dissipe pendant la croissance et pour le fruit, la force du puits, qui est grande et qui capture toute la demande en fin de croissance, fait perdre toute précision.

Cela étant l'ajustement multi-stades avec un paramètre de la variation de puits fixé empiriquement donne bien des CV < 10 % pour les autres paramètres. Le modèle GreenLab reconstruit donc correctement la croissance de la plante avec une précision acceptable pour les paramètres.

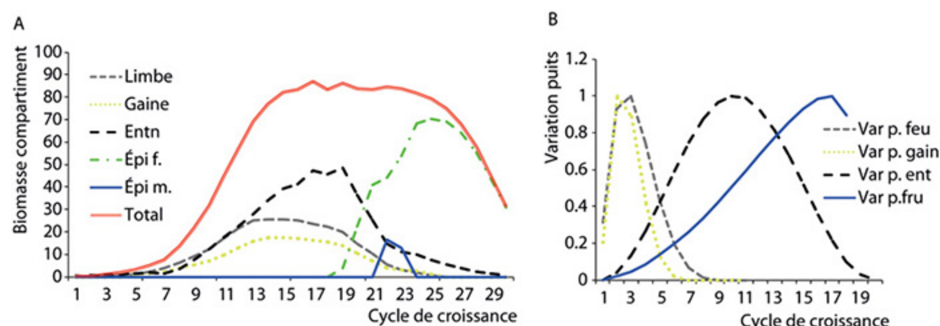



**Figure 13.4.** Production de la biomasse et variation des puits pendant la croissance du maïs.

**a** : évolution de la production de biomasse et sa répartition dans les différents compartiments. On constate le début exponentiel de la production, sa stabilisation à cause de la limitation due à la surface de production *Sp*, puis sa diminution du à la senescence progressive des feuilles. **b** : les variations des puits sont contrastées en fonction du type d'organe.

La figure 13.4 montre la production de la biomasse en cours de croissance et sa répartition dans les différents compartiments. Après un début de croissance exponentielle, la biomasse totale produite atteint une saturation à cause de *Sp*, puis décroît avec la senescence des feuilles. L'expansion de l'épi capture rapidement toute la biomasse.

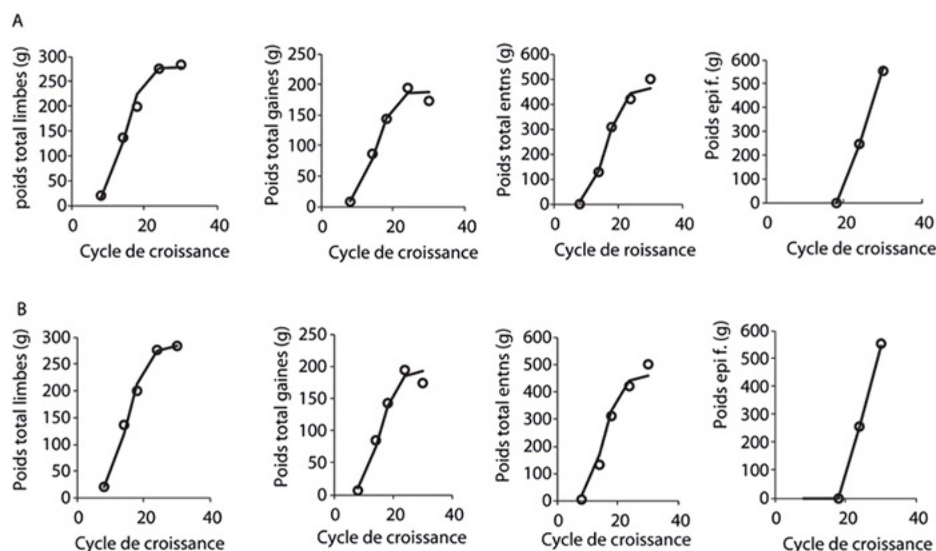



**Figure 13.5.** Ajustement du modèle en utilisant seulement les compartiments.

**a** : en donnant les variations de puits. **b** : en donnant un puits constant aux organes végétatifs et un puits évoluant en parabole pour l'épi, on obtient des ajustements de valeur comparable.

Si on passe à un niveau supérieur d'observation, c'est-à-dire à l'analyse des compartiments seuls, il est impossible d'ajuster les puits par les moindres carrés, si on ne fixe pas les variations de puits. Il faut donner aussi la graine *Q*0. Ainsi, en fixant les valeurs de variations de puits d'après les ajustements obtenus en figure 13.3, on recalcule les autres paramètres. L'accord avec le modèle et les observations au niveau des compartiments est satisfaisant (figure 13.5a), mais on perd toute précision sur le fonctionnement des organes. En l'absence de connaissances sur les variations de puits on peut à défaut poser que ceux-ci sont constants pour les organes végétatifs, et que celui de l'épi croît comme le carré du nombre de cycles d'expansion. L'ajustement des compartiments devient possible. Les paramètres perdent en précision mais gardent le même ordre de grandeur. Cela constitue le cas (b) de la figure 13.5 et du tableau suivant.

**Tableau 13.4.**Valeurs estimées des paramètres à partir des seules données des compartiments.

| | *r* | *Sp* | $p_a$ | $p_g$ | $p_e$ | $p_f$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Référence | 23,5 | 2180 | 1 | 0,95 | 1,5 | 376 |
| Compartiment A | 22,8 | 2076 | 1 | 0,96 | 1,6 | 359 |
| Compartiment B | 19,3 | 1800 | 1 | 0,87 | 1,7 | 333 |

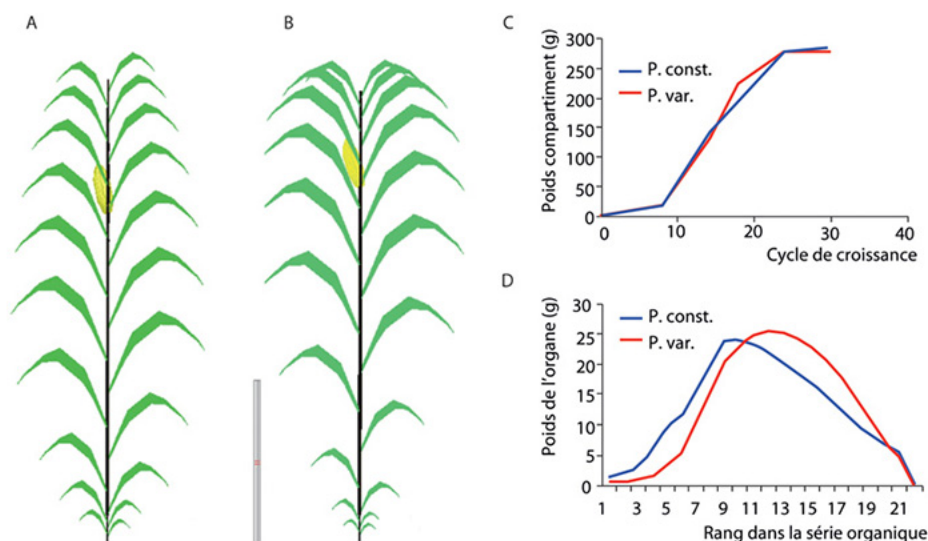



**Figure 13.6.** Comparaison entre une plante A simulée et ajustée sur les compartiments avec des puits constants pour les puits des organes végétatifs et un puits quadratique pour l'épi avec une plante B simulée et ajustée sur les séries organiques avec des puits variables en loi bêta.

Les compartiments d'organes évoluent de façon quasi identique C, mais les séries organiques (ex des feuilles) sont différentes D. L'architecture de la plante A n'est pas conforme à la plante B ajustée sur les séries organiques observées (figure 13.3) et montre les limites des modèles de culture.

Cependant, en simulant ces plantes A et B avec leurs paramètres sources-puits respectifs et bien que les compartiments évoluent parallèlement avec des valeurs proches, le cas est différent pour des phytomères individuels ; les structures végétales obtenues sont visuellement différentes (figure 13.6). La plante B est impropre à l'utilisation dans un modèle structure-fonction qui ne peut pas être calibré correctement au niveau des organes, les séries organiques sont toutes erronées.

## Discussion sur le coût et l'efficience de la calibration du modèle GreenLab

Les chapitres 9 et 10 ont montré qu'il existe plusieurs façons d'établir les mesures pour constituer des cibles pour la calibration du modèle GreenLab. Les mesures doivent être faites au niveau des organes si l'architecture de la plante est concernée. Cela a un coût. Ainsi, peser les organes d'un maïs prend 2 heures. Si on suit 5 stades de croissance (les premiers étant petits, il faut compter environ 6 heures par plante, chiffre à multiplier par le nombre de répétitions. Alors que peser les compartiments prends 20 minutes et on peut mélanger les compartiments homologues des répétitions. Une bonne stratégie est de suivre les stades de croissance au niveau des compartiments et de ne mesurer les organes que sur un seul stade. C'est ce qui a été fait sur le riz et le poivron (chapitre 12). Les compartiments assurent les valeurs moyennes des paramètres *r*, *Sp* et des forces de puits, le stade analysé pour les organes donne les variations des puits. Enfin, quelques phytomères peuvent être suffisants pour échantillonner la série organique. Le tableau suivant montre les résultats comparés du calcul des paramètres et les temps estimés pour les mesures d'un maïs sur 5 stades de croissance et pour trois différents traitements :

– traitement I : tous les organes de la plante sont pesés a tous les stades de croissance ;

– traitement II : les compartiments sont pesés à tous les stades de croissance. Les organes sont pesés sur un seul stade ;

– traitement III : les compartiments sont pesés à tous les stades de croissance. Quelques organes repartis sur la série organique sont pesés sur un stade.

**Tableau 13.5.** Valeurs des paramètres en fonction du traitement des données.

| | **Traitement I** | **Traitement II** | **Traitement III** |
|---|---|---|---|
| **Paramètres** | **durée (7 h)** | **durée (3 h 1/2)** | **durée (1 h 1/2)** |
| *r* | 25,4 | 28,6 | 24,2 |
| *Sp* | 3200 | 3500 | 3200 |
| $p_a$ | 1 | 1 | 1 |
| | | | |

| | | | |
|---|---|---|---|
| $p_g$ | 0,72 | 0,68 | 0,68 |
| $p_e$ | 1,88 | 1,92 | 1,9 |
| $p_f$ | 472 | 443 | 448 |
| $B_{f}$. | 1,9 | 2,37 | 2,84 |
| $B_{g}$. | 3,06 | 2,42 | 3,08 |
| $B_{e}$. | 1,88 | 2,31 | 2,39 |
| $B_{m}$. | 9,38 | 9,39 | 9,04 |

On estime que le traitement de référence de modèle de culture qui utiliserait seulement les compartiments pour 5 stades de croissance durerait une heure. La figure 13.7 montre la stratégie de mesure du traitement III sur la plante.

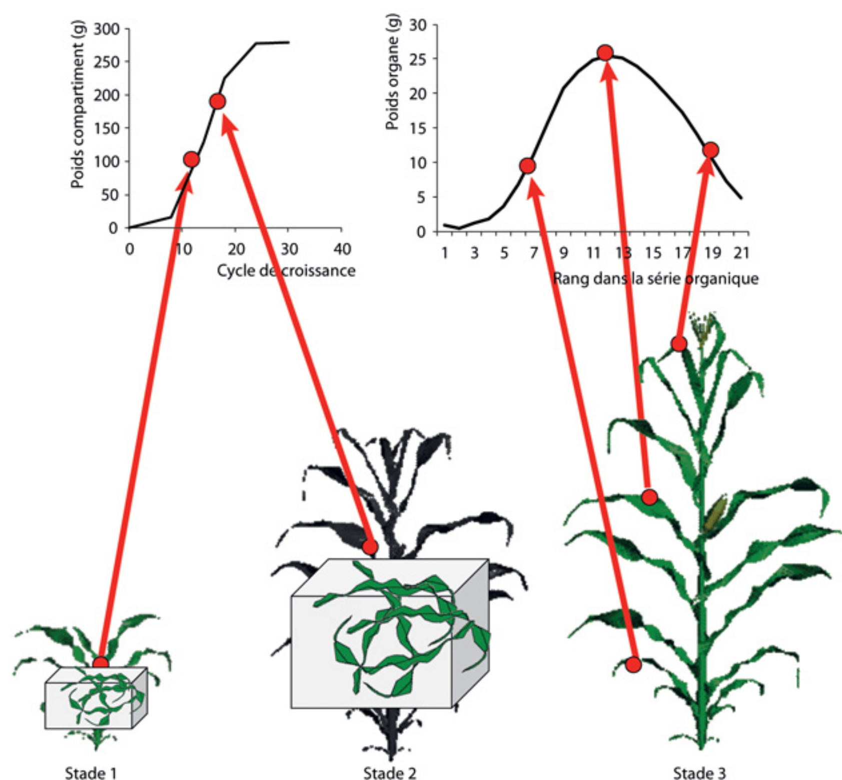



**Figure 13.7.** Prélèvements (stades 1 et 2 compartiment, stade 3 organe) à effectuer sur un maïs dans le cas du traitement 3 et leurs situations dans le modèle de croissance.

Le traitement III donne une précision suffisante, pour une augmentation conséquente de la connaissance du fonctionnement de la plante, avec un surcoût raisonnable en temps de 33 % par rapport à un traitement modèle de culture classique.

## Influence du climat sur la croissance du maïs, modélisée avec GreenLab

### Précision sur l'efficience de l'eau

Au chapitre 5, les facteurs environnementaux qui conduisent le développement et la croissance sont essentiellement la température, la lumière et l'eau. Les composants de l'atmosphère ($CO_2$) et les éléments minéraux et organiques du sol sont supposés non limitants.

L'équation de production de GreenLab (chapitre 5) :

$$Q(t) = \frac{E(t)}{r} \cdot Sp \cdot \left(1 - \exp\left(-k \cdot \frac{Sf(t)}{Sp}\right)\right) \quad (1)$$

tient compte de la valeur de la donnée climatique $E(t)$ qui pilote la croissance à chaque cycle et de l'efficience ($1/r$) de cette valeur pour sa conversion en matière végétale.

En serre, la radiation est le facteur qui pilote la croissance des plantes cultivées tout au long de l'année. La température et l'irrigation sont contrôlées, mais la lumière varie notablement selon les saisons, car l'éclairage artificiel ne compense pas assez la baisse de luminosité en hiver. $E(t)$ est la radiation mesurée et $1/r$ l'efficience de la lumière (LUE = *Light Use Efficiency*).

En champ, une culture se fait dans la même période de l'année et c'est l'eau qui devient le facteur limitant de deux façons :

– par la teneur de l'eau dans le sol : elle est supposée non limitante ici car contrôlée par l'irrigation ;

– par l'humidité atmosphérique : les agronomes ont noté depuis longtemps que la production végétale est proportionnelle à la transpiration du couvert. Celle-ci est d'autant plus forte que l'atmosphère est sèche et est nulle en humidité saturante, en absence de soleil. Ce dernier peut en effet vaporiser l'eau à la surface des feuilles même en atmosphère saturée d'eau. On définit ainsi l'évapotranspiration potentielle (ETP) qui caractérise la baisse de niveau journalière d'une surface aquatique. Ce paramètre intégratif, dépend de la radiation, de l'humidité atmosphérique et du vent. On définit donc $E(t)$ = ETP($t$), qui est la valeur moyenne de l'ETP au cycle $t$ calculé en temps thermique et qui correspond exactement à la période associée au temps calendaire. Ainsi pour fixer les idées, chez le maïs, il faut environ 225 litres d'eau transpirée pour produire 1 kg de matière sèche correspondant à 10 kg de matière fraiche. L'efficience de l'eau (WUE, *Water Use Efficiency*) est donc WUE = 4,5 g/$H_2O$ $kg^{-1}$.

– la proportion d'eau retenue dans la plante est donc très réduite par rapport à l'eau transpirée. 60 tonnes de matière fraiche à l'hectare correspondent à 50 tonnes d'eau retenue dans le peuplement. Ce qui correspond à 5 mm d'hauteur d'eau pour une consommation d'environ de 110 mm d'eau, soit 1100 tonnes/ha.

## Expérimentations en champs (Chinese Agriculture University)

Entre 2000 et 2005, des expériences répétées portant sur l'effet du climat sur la croissance du maïs ont été réalisées par YunTao Ma en Chine. La densité des plantes était fixée à 60 × 60 cm. Les mesures de biomasse ont porté sur les séries organiques et les compartiments, qui sont les moyennes de 4 plantes à chaque prélèvement dans la parcelle. Les données climatiques (températures et évapotranspirations journalières) ont été enregistrées chaque année pendant la croissance pour étudier la variabilité interannuelle. En 2003, deux expérimentations décalées (semis en mai et en juillet) ont permis d'étudier la variabilité intra annuelle. Les facteurs édaphiques étant non limitants, l'effet du climat est donc testé sur la température et l'ETP, qui prend la place du paramètre $E$ dans l'équation de GreenLab. Le paramètre $1/r$ étant l'efficience de l'ETP qui calibre l'équation.

### Variation de la température et de l'ETP pendant les 5 années d'expérimentations

Pour les 5 expérimentations portant entre 2000 et 2005, les relations entre les sommes de températures et le nombre de phytomères développés s'alignent sur une même droite, ce qui vérifie une fois de plus la liaison du temps thermique avec le développement (figure 13.8a). Ceci permet de connaître la durée du cycle exprimée en temps thermique et de transformer l'ETP par jour en une ETP par cycle de développement.

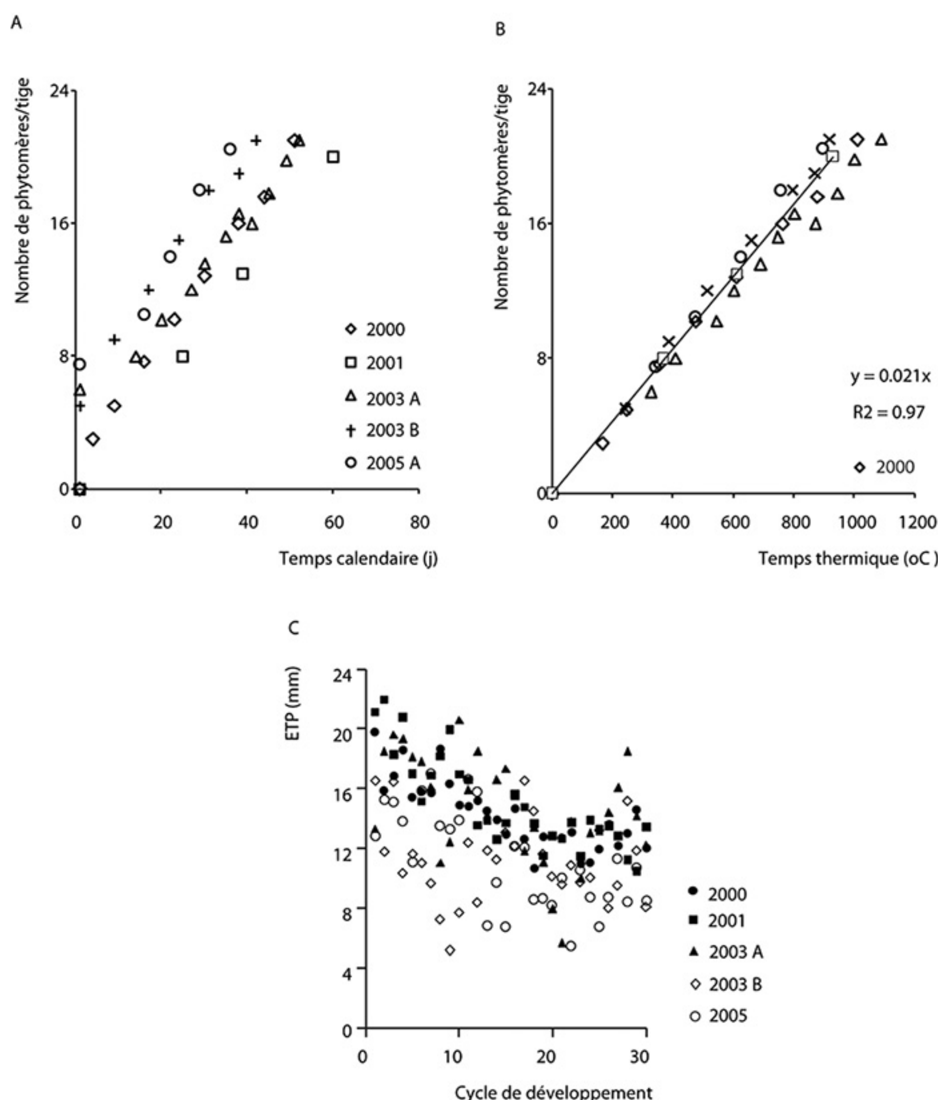



**Figure 13.8.** Nombre de phytomères et ETP produits dans les essais.

**a** : nombre de phytomères produits en temps calendaire (jours) dans les différentes expérimentations (2005A et 2003B se développent plus vite car plus chaudes), le nuage de points est dispersé. **b** : liaison linéaire entre le temps thermique et les nombres de phytomères correspondants, l'effet climat disparaît. **c** : ETP par expérimentation et par cycle de développement. Les marqueurs évidés qui correspondent à 2003B et 2005 ont une ETP par cycle plus faible.

On constate dans le tableau suivant que les 5 expériences sont contrastées en deux groupes qui diffèrent essentiellement par la moyenne journalière de température. Le groupe A correspond aux expériences 2000, 2001 et 2003A avec une température journalière inférieure à 16 °C. Le groupe B correspond aux expériences 2003B et 2005 avec une température journalière supérieure à 18 °C . Par ailleurs, pendant cette période, l'ETP journalière moyenne était sensiblement la même.

Par le jeu des sommes de températures, le groupe B pousse plus vite que le groupe A. Le nombre de cycles de développement étant invariant, la durée du cycle en temps calendaire est donc plus courte et donc le cycle cultural est raccourci. Une plante du groupe A reçoit globalement moins d'énergie pendant sa croissance que celle du groupe B et produira moins de biomasse. Comme l'ETP par jour varie peu, l'ETP par cycle (CD) sera plus faible dans le groupe B, ce qui implique une biomasse fabriquée également plus faible, ce qu'on vérifie dans le tableau suivant.

**Tableau 13.6.** Caractéristiques moyennes de températures et d'ETP par jour ou par cycle dans les 5 expériences.

| Expérience | Culture (J) | Biomasse (g) | Temp $J^{-1}$ | ΣTemp $CD^{-1}$ | ETP $J^{-1}$ | ETP $CD^{-1}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Groupe A 2000 | 89 | 2063,3 | 16,8 | 47 | 5,5 | 15,2 |
| Groupe A 2001 | 107 | 1755,2 | 14,6 | 45,3 | 5,2 | 16,1 |
| Groupe A 2003A | 86 | 1552,8 | 16,9 | 47,3 | 5,4 | 15 |
| Groupe B 2003B | 75 | 1042,4 | 18,3 | 42,1 | 4,9 | 11,3 |
| Groupe B 2005A | 77 | 1286,4 | 19,7 | 43,3 | 5,4 | 11,8 |

On affiche la durée de la culture, la biomasse produite, la température moyenne journalière, la somme de température par cycle, l'ETP journalière et l'ETP par cycle.

Le tableau permet de voir que dans le groupe B la température journalière est plus haute que dans le groupe A et que l'ETP journalière est du même ordre dans les deux groupes. Mais l'ETP par cycle est inferieure dans le groupe B à cause du raccourcissement de la durée du cycle en temps calendaire.

## Stabilité des paramètres sources-puits de GreenLab vis à vis du climat

Pour chaque expérience en substituant au paramètre $E = 1$ la valeur ETP($t$) prise par l'ETP à chaque cycle $t$, on peut calculer les paramètres du modèle, vis-à-vis du climat, par l'ajustement des séries organiques (la valeur $1/r$ devient l'efficience de l'ETP). Celui-ci s'est révélé satisfaisant pour tous les traitements. On a procédé à une analyse de variance pour tester l'effet des saisons à la fois sur le poids des compartiments et les paramètres du modèle.

Il ressort des expérimentations que les biomasses des compartiments (feuilles, entrenœuds, épis) ont varié significativement alors que les paramètres du modèle sont restés stables. Comme corollaire de la stabilité des fonctions puits, la répartition de la biomasse en pourcentage dans les compartiments est aussi stable, ce que l'on précisera ultérieurement. On en déduit que la variation significative de la production de la biomasse est entièrement expliquée par les variations des températures et de l'ETP journalières. Ces variables de l'environnement ne modifient donc pas les paramètres sources-puits et endogènes du modèle. La variation de l'ETP par cycle est sans effet notable sur les paramètres sources-puits (figure 13.9), sauf évidemment le paramètre $r$. En effet les fluctuations de l'ETP sont gommées par l'expansion des organes. Ceci permet d'étudier la croissance d'une façon autonome en normalisant $E = 1$ (chapitre 12). Tout se passe comme si l'ajustement se faisait avec la valeur moyenne $E = \frac{\sum ETP(t)}{T}$ sur le nombre T de cycles.

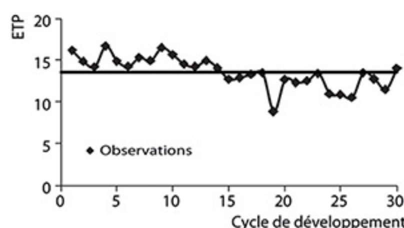



**Figure 13.9.** Évolution observée de l'ETP par cycle au cours d'une expérience agronomique (CAU).

## Prédiction de la production en fonction des données climatiques

Les valeurs et les stabilités des paramètres du modèle étant établies dans le cas du maïs, si on donne un scenario climatique avec les températures et les ETP journalières, en l'absence de facteurs limitants, il est possible de prédire la récolte potentielle. Ainsi, les paramètres calibrés pendant l'année 2000 permettent de calculer l'évolution des biomasse des compartiments de la plante en fonction de l'âge chronologique en cycles, avec les données climatiques des autres années.

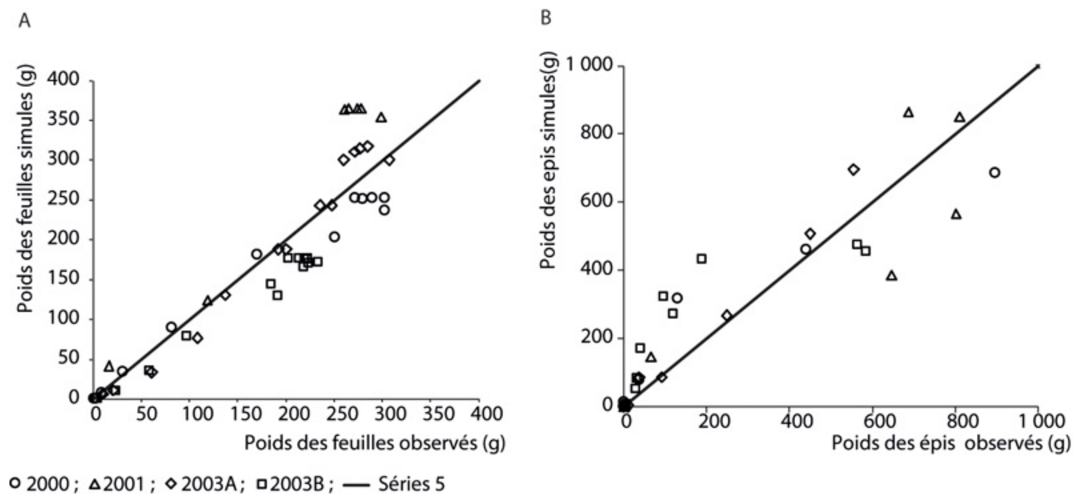



**Figure 13.10.** Prévision du poids des compartiments limbes des feuilles et épis en fonction des paramètres sources-puits calculés en 2000 pour différents scenarios climatiques, comparée à leur réalisation.

Les compartiments gaine et entrenœud sont aussi bien ajustés que celui des limbes.

La figure 13.10 montre l'adéquation entre la prévision à partir des paramètres calculés en 2000 et les observations des années suivantes, dont les données climatiques (température, ETP) sont différentes. Les compartiments affichés sont les limbes et les épis. La dispersion chez ces derniers est plus importante que pour les limbes, gaines et entrenœuds car l'expansion est soumise à des mécanismes plus complexes, tels que le remplissage des grains.

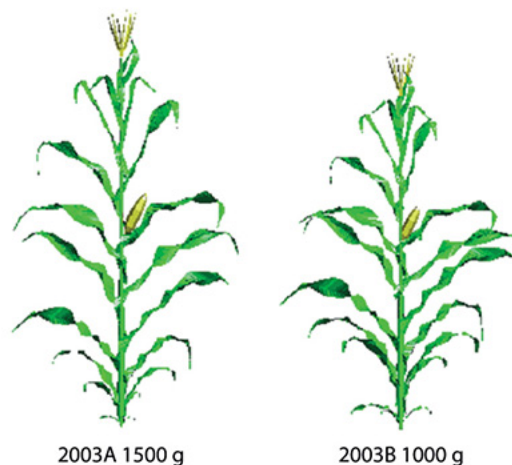



**Figure 13.11.** Architectures de 2 plants de maïs plantés respectivement en mai (2003A) et en juillet (2003B).

Les paramètres sources-puits sont les mêmes, mais les paramètres environnementaux (température et ETP journalières) diffèrent. La température journalière moyenne est supérieure de 2 °C pour le traitement 2003B, alors que l'ETP journalière reste stable. Ceci diminue la durée du cycle et donc l'ETP/cycle) La température a augmenté la vitesse de développement sur une période bornée, ce qui a diminué d'autant la croissance (expérimentation CAU). Ainsi le poids de la plante A, plantée au mois de mai atteint 1500 g et celui de la plante B plantée au mois de juillet attent 1000 g.

Les traitements 2003A et 2003B, correspondent à des dates de semis décalés, en 2003. Le traitement 2003A correspond à un semi en mai et 2003B en juillet. La deuxième période est plus chaude, la plante pousse plus vite, mais l'ETP journalière est du même ordre. Alors que les plantes ont même développement en cycles, ceux-ci sont de durées calendaires différentes ce qui modifie la croissance (figure 13.11). La plante semée en juillet est donc plus petite.

## Étude de l'effet de la densité sur la production par m²

En 2005-2006, une expérimentation sur maïs à la CAU compare l'effet de la densité de plantation sur la production et la répartition de la biomasse dans les compartiments. Trois densités ont été testées : 2,77, 5,55, et 11,11 plantes/m$^2$, ce qui correspond à des écartements respectifs de 60 × 60, 60 × 30 et 30 × 30 cm$^2$. L'ajustement des séries organiques fourni les paramètres sources-puits et elles sont ajustées correctement par le modèle sur cinq stades de croissance. On observe une bonne stabilité des paramètres d'une année sur l'autre et pour les différentes densités, pour les paramètres fonctionnels (puits), sauf pour le puits $p_e$ des entrenœuds et pour les paramètres environnementaux *r* et *Sp*. Le paramètre $p_e$ diminue légèrement avec la densité, ce qui doit être en liaison avec la stabilité de la tige qui nécessite moins de matière pour sa rigidité. Toute fois cela n'affecte pas notablement la répartition de la biomasse dans les compartiments. Alors que *Sp* dépend évidemment de la densité, la dépendance linéaire de *r* avec cette dernière ne peut qu'être constatée et doit être prise en compte. Les poids individuels des plantes sont fortement dépendant de la densité et ils sont deux fois plus faibles sur la densité la plus forte (750 g) comparé à la plus faible (1500 g) (figure 13.12a et b), il en est de même pour le poids des épis.

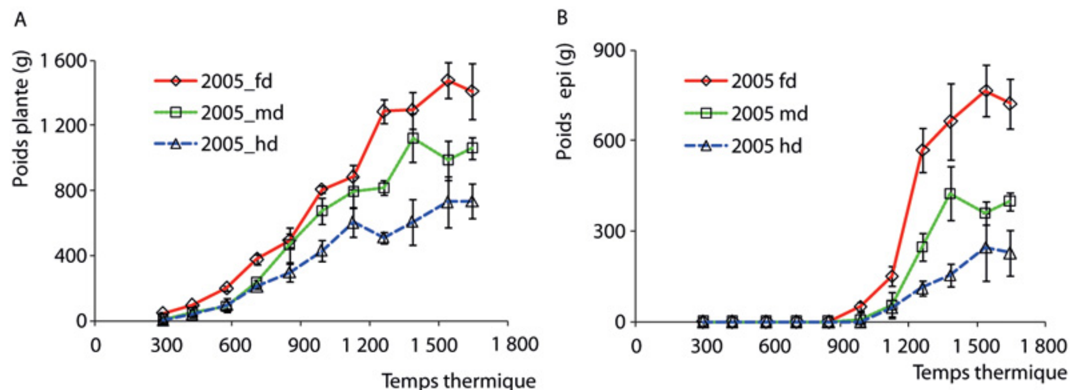



**Figure 13.12.** Évolution de la biomasse produite en fonction de la densité faible densité (fd), moyenne (md), haute (hd).

**a** : poids de la plante. **b** : poids de l'épi. L'augmentation de la densité *d* réduit d'autant la surface *Sp* et donc la production. On a *S* ≈ *Sd* = 1/*d*.

L'étude a montré que le nombre de phytomères fabriqués en fonction du temps thermique (le développement) n'est pas affecté par l'effet densité. Ce résultat est conforme à la relation normale développement et temps thermique (figure 13.13a). On retrouve dans la variation de *Sp* d'une densité à l'autre, que la surface de production *Sp* est proche de la surface disponible *Sd* offerte par la densité (*Sd* = 1/*d*), ce qui est une caractéristique du modèle GreenLab (figure 13.13b).

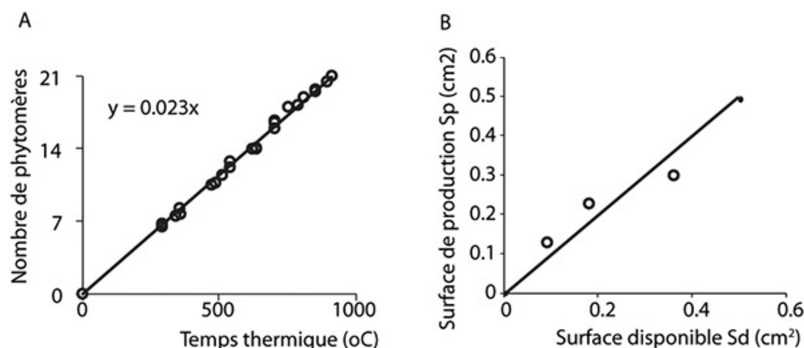



**Figure 13.13.** Effets de la densité.

**a** : la relation entre le temps thermique et le développement n'est pas modifié par la densité (3 densités confondues dans les observations (○)). **b** : la surface de production *Sp*, calculée est proche de la surface disponible *Sd* par plante, inverse de la densité comme le prévoit le modèle *Sp* ≈ *Sd* = 1/*d*.

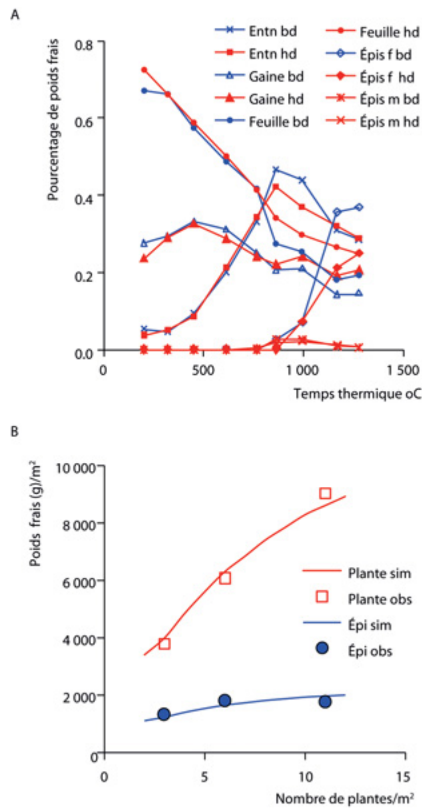



**Figure 13.14.** Évolution de la production de biomasse au cours de la croissance.

**a** : évolutions comparées des pourcentages de la répartition de la biomasse dans les compartiments pour la faible (fd) et la haute densité (hd) chez le maïs. Ceux-ci sont stables bien que la biomasse produite varie du simple au double. **b** : la production de biomasse totale des plantes/$m^2$ augmente avec la densité, mais celle des épis n'évolue pas. L'indice de récolte diminue avec la densité. La stabilité des paramètres implique que l'évolution de la répartition de la biomasse dans les différents compartiments végétaux (feuilles, gaines, entrenœuds, épis), change peu à chaque cycle de développement d'une densité à l'autre (figure 13.14a).

Dans ces conditions, on passe de la plante individuelle au peuplement défini par $m^2$. Les paramètres gardent la même valeur sauf $p_e$, $r$ et $Sp$ ajustés à la densité. Pour prédire la récolte au $m^2$, il suffit de multiplier le poids de la plante individuelle par la densité. C'est ce qui est montré en figure 13.14b. L'expérience a été répétée deux années de suite. Sur cette figure, sont affichées la biomasse totale produite par densité et par $m^2$, et la récolte utile, c'est-à-dire la biomasse des épis par densité et par $m^2$, le rapport donnant l'indice de récolte HI. On constate que la production de la deuxième année est correctement prédite sur les trois densités de plantation par les paramètres calculés sur la première. Le rapport HI passe d'environ 50 % à 25 % de la plus faible densité à la plus forte. On observe que la biomasse totale produite par $m^2$ double de la plus faible densité à la plus forte (4000 à 8000 g), tandis que la récolte en poids d'épis reste sensiblement constante (2000 g).

Ce résultat est conforme au fonctionnement du modèle. En effet, pour la biomasse totale, celle-ci dépend fortement de la densité, car à haute densité, tout le sol est déjà recouvert dès la germination par les feuilles et le LAI est fort. La production de biomasse est donc déjà saturée, alors que pour la faible densité il faut un délai important pour que les plantes recouvrent le terrain et entrent en contact ce qui explique la différence de production cumulée en biomasse totale par $m^2$ entre les différentes densités. Par contre en ce qui concerne la production de biomasse par $m^2$ des épis la situation est différente. Les épis apparaissent tardivement au 15 CD selon le schéma de développement qui est indépendant de la densité. À ce stade toutes les plantes sont en contact, le LAI est fort et la production au mètre carré ne dépend plus de la densité. Or la répartition de la biomasse dans les compartiments par plante est également indépendante de la densité. C'est donc la même biomasse cumulée qui est affectée aux épis par mètre carré, quand ils apparaissent.

Cet exemple montre l'intérêt des modèles structures fonctions dans leur décorticage de ce qu'est l'indice de récolte HI et leur efficacité en matière de prédiction, notamment dans le cas du modèle GreenLab.

### Visualisation d’une placette de maïs en fonction de la densité

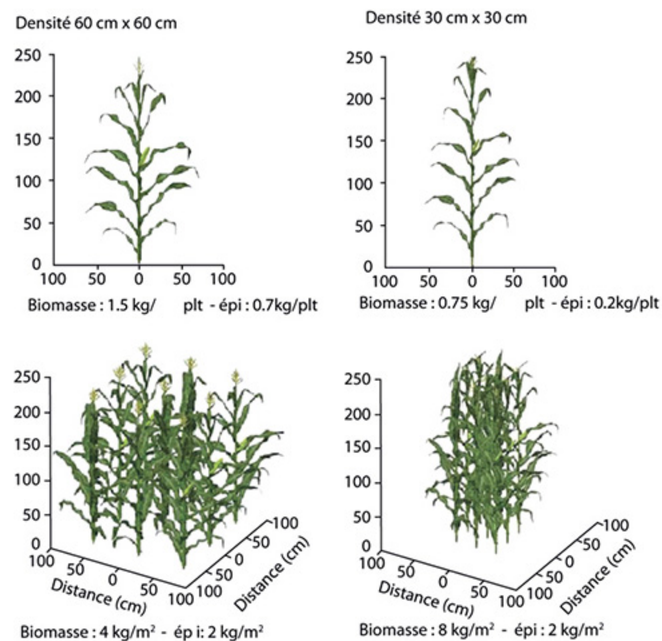



**Figure 13.15.** Représentation d’une plante individuelle et du peuplement correspondant par $m^2$ sous densité faible et forte.

Les poids des individus et des peuplements correspondants varient en sens contraire de l’augmentation de la densité. La production au $m^2$ en kg des épis ne change pas.

## Le passage de la plante individuelle au peuplement végétal. Cas du maïs

Dans le paragraphe précédent, les plantes récoltées sont choisies au même stade de développement, se sont donc des cohortes, de plus elles ont été semées individuellement avec des écarts contrôlés entre plantes. Dans un champ le peuplement végétal est soumis à au moins deux facteurs de variation supplémentaires. D’une part, il y a une variabilité dans les dates de germination qui fait que le développement à un âge donné des individus suit une loi de distribution, et d’autre part, le semoir produit des irrégularités dans les écartements de plantes dans une rangée. La densité locale par plante est donc variable, sans compter les manques dus à la mortalité des graines.

Il y a donc un décalage entre le peuplement artificiel engendré par des opérations manuelles et le peuplement naturel engendré par semis automatique. Les méthodes de calcul de la production dans les deux cas diffèrent.

Les modèles de grandes cultures ont pour principe de convertir en biomasse la lumière interceptée au niveau du mètre carré à chaque pas de temps qui est calendaire (le jour). Ils utilisent pour la plupart la formule :

$$Q(t) = \frac{E(t)}{r} \cdot (1 - \exp(-k \cdot LAI(t))) \; (2)$$

La variable $Q(t)$ désigne la biomasse produite au temps $t$, $1/r$ est le coefficient de conversion (RUE : *Radiation Use Efficiency*), $E(t)$ désigne l’énergie reçue et $LAI(t)$, le LAI mesuré au temps $t$ par des instruments optiques plongés dans le couvert. Le coefficient $k$ est relatif à l’orientation des feuilles. Par sommation sur le temps on obtient la biomasse totale des accroissements cumulés en biomasse, c’est-à-dire le poids de la récolte. On remarquera que la notion de surface est implicite dans la formule 2 puisqu’elle est considérée comme l’unité.

### Comparaison entre le modèle Pilote et le modèle GreenLab sur le maïs

Le programme Pilote, développé par J.-C. Maihol (Irstea, ex-Cemagref), fonctionne selon le principe de l’équation 2. La récolte correspond à la biomasse produite par mètre carré, multipliée par l’indice de récolte empirique. La particularité du modèle est de posséder un module hydrique performant qui estime la quantité d’eau disponible dans le sol en fonction de l’irrigation et de l’évapotranspiration de la culture. Le modèle combine les efficiences de la radiation et l’efficience de l’eau.

Le LAI est mesuré directement en plantation par un instrument (le Li-Cor) qui évalue la lumière interceptée par le couvert, indépendamment de toute référence à l'architecture ou la densité.

En l'absence de stress hydrique la production est totalement pilotée par le LAI. En première approximation l'évolution du LAI ne dépend d'une année sur l'autre que de la somme des températures qui la stabilise selon la formule :

$$LAI\,(J) = LAI_{\max}\left(\left(\frac{TT(J)-Te}{T\max}\right)^{\beta}\cdot\exp\left(\frac{\beta}{\alpha}\cdot\left(1-\left(\frac{TT(J)-Te}{T\max}\right)^{\alpha}\right)\right)\right) \quad (3)$$

Au jour $J$ la somme des températures est $TT(J)$, il faut un temps $Te$ pour le déclenchement de la germination qui suit la plantation, le LAI maximal est atteint au temps $Tmax$. Les paramètres α et β sont calibrés sur les mesures et servent de référence pour une plantation non stressée. Chaque année on vérifie si le développement de la culture est en adéquation avec le modèle théorique. En général les prédictions du rendement par le modèle Pilote sont satisfaisantes.

En 2008, une expérimentation sur maïs a eu lieu dans les champs de l'Irstea à Montpellier afin de comparer les performances du modèle de culture Pilote et du modèle GreenLab individu centré. La densité de plantation était de 7,5 plants par $m^2$, et la parcelle était irriguée de façon à supprimer tout stress hydrique. Les plantes ont fait l'objet de deux types de mesures dans le même champ pour fournir des données aux deux modèles. Les données de Pilote mesurées sont donc le LAI et la production de biomasse par unité de surface, mesurés à différents stades de croissance, il y a un bon accord entre les données et les prédictions du modèle (figure 13.16).

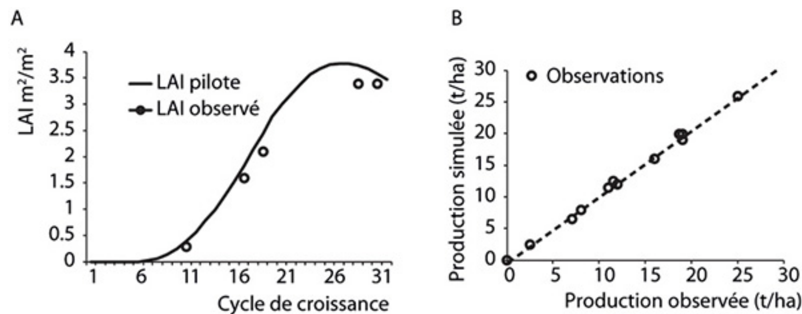



**Figure 13.16.** Mesures et prédictions du modèle Pilote (LAI et biomasse).

**a** : évolution du LAI mesuré avec le Li-Cor (○) sur une expérimentation de maïs par rapport à la courbe théorique (équation 3) prévue par le temps thermique. **b** : prédictions du modèle Pilote en biomasse produite à l'hectare par rapport aux observations (○) au cours de l'expérimentation.

Les données de GreenLab sont les biomasses des séries organiques prises sur des plantes sacrifiées au même stade de développement pour différentes dates. On fait la moyenne de dix plantes à chaque fois. L'ajustement de ces séries par le modèle donne le lot de paramètres sources-puits qui pilotent la croissance (figure 13.17).

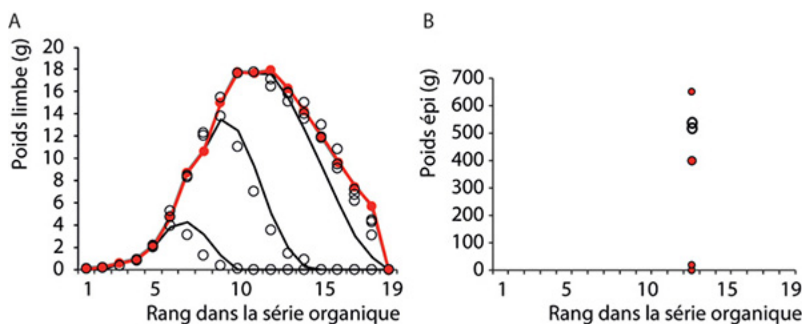



**Figure 13.17.** Ajustement des poids des organes

**a** : ajustements des séries organiques des limbes des feuilles observées (○) et par celles calculées (lignes) sur plusieurs dates de développement avec un même jeu de paramètres ; **b** : poids de l'épi (○ = observés, ● = calculés) sur les mêmes dates. Les autres séries organiques (gaines, entrenœuds, épi mâle) sont également correctement ajustées.

En particulier, GreenLab calcule correctement la densité de plantation à partir des données. On calcule *Sp* = 1379 $cm^2$/plante alors que la surface par plante associée à la densité réelle de plantation (7,5 plantes/$m^2$) vaut *Sd* = 1333 $cm^2$/plante. Le LAI de GreenLab correspond à la surface foliaire mesurée par $m^2$ pour chaque stade de développement prélevé.

On passe ainsi de la plante au peuplement pour le LAI et la biomasse, en multipliant les données individuelles par la densité ($d$ = 7,5) et en les comparants aux données respectives obtenues par Pilote. On observe un décalage entre les courbes de LAI (figure 13.18a) et de biomasse produites (figure 13.18c). Cela est dû au fait que les mesures de Pilote sont faites à partir du peuplement végétal, où les plantes sont un mélange de dates de germination, alors que GreenLab effectue ses mesures sur des plantes au même stade de développement c'est-à-dire sur des cohortes d'individus.

La méthode inverse calcule la distribution théorique des délais à la germination par cohorte qui minimise au mieux les décalages Cette loi théorique (on choisit empiriquement une loi binomiale négative (courbe en trait plein, figure 13.18e) n'est pas différente statistiquement de celle que l'on observe directement en champ (( ○ ), figure 13.18e) sur les décalages de germination qui varient entre 1 à 6 CD. La composition des cohortes en fonction de leur fréquence en délais de germination restitue correctement les observations tirées du peuplement pour le LAI (figure 13.18b) et pour la biomasse totale produite (figure 13.18c).

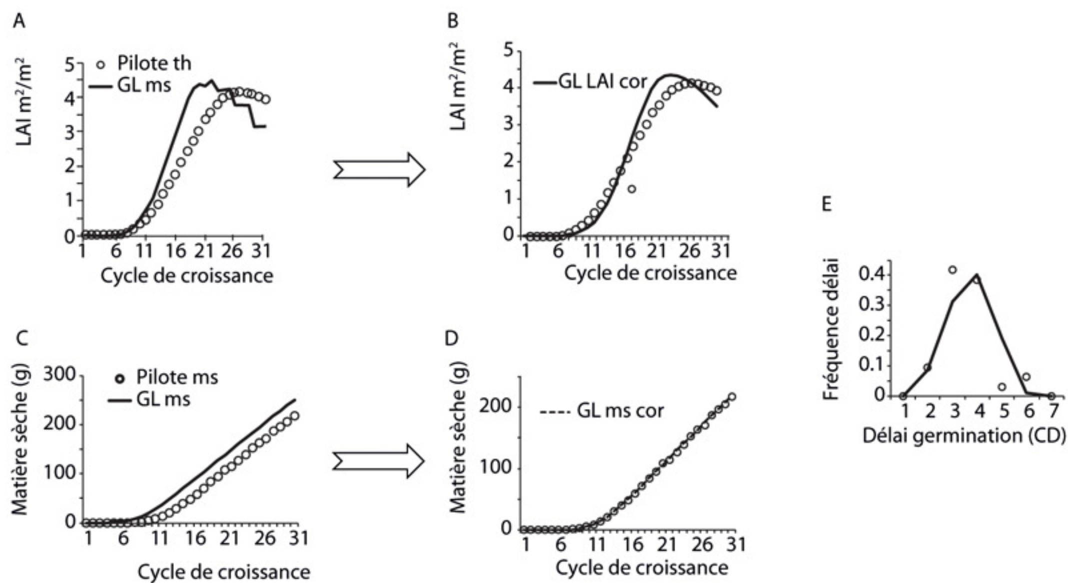



**Figure 13.18.** Sorties comparées de Pilote et GreenLab.

**a** et **c** : la courbe pleine est calculée par GreenLab à partir des cohortes et les (○) aux valeurs calculées par Pilote, respectivement pour le LAI et la biomasse cumulée par plante. Les courbes sont décalées. Si on prend en compte la loi des délais à la germination **e** qui produit un mélange de cohortes pour simuler le peuplement naturel, le décalage est supprimé pour le LAI et la biomasse **b** et **d**.

## Variabilité individuelle de la production de biomasse

La biomasse moyenne par plante n'est pas suffisante pour décrire le fonctionnement du peuplement. Il existe une variabilité individuelle dont les origines sont définies au début de ce chapitre. Il n'est pas possible pour des raisons de complexité de mesures de descendre au niveau de l'organe ou de la série organique pour prendre en compte cette réalité. En revanche on peut l'intégrer facilement au niveau des compartiments qui représentent la somme des biomasses d'un même type d'organe (feuilles, entrenœuds, fruits). En termes statistiques on associe donc à la moyenne et à la variance de la biomasse totale par plante, les moyennes et les variances des compartiments d'organes. Une méthode statistique, nommée « différentielles statistiques », permet de calculer les moyennes et les variances de ces compartiments à partir des paramètres sources-puits et de une ou plusieurs variables sources d'entrées (*E*, *Sp*, *Q*0) définies par leurs moyennes et variances.

### Différentielles statistiques associées à la variable *Sp*

En se fixant sur la notion de cohorte, l'influence du délai à la germination sur la biomasse produite est supprimée. On suppose de plus que les graines (paramètre *Q*0) sont calibrées en biomasse et que l'environnement est homogène (paramètre *E* constant). Dans ces conditions, seule la densité locale autour de la plante individuelle est à prendre en compte.

La biomasse *Q*(*t*) produite au cycle *t* est fonction des valeurs *Q*(*i*) depuis la graine (*i* < t) et de la variable *Sp*. Les autres paramètres (fonctions puits, etc. sont des constantes). La fonction de GreenLab s'écrit :

$$Q\left(t\right)=\frac{E(t)\cdot Sp}{r}\cdot\left(1-\exp\left(-\frac{k}{\varepsilon\cdot Sp}\cdot\sum_{i=n-t_a+1}^{t}N_a(i)\sum\nolimits_{j=i}^{t}\frac{p_a\left(j-i+1\right)Q\left(j-1\right)}{D\left(j\right)}\right)\right)\ (4)$$

Ce qui peut s'écrire comme une fonction *G* dépendant de *Sp* et des variables $Q(i)_i$ :

*Q*(*t*) = *G*(*Sp*, *Q*0, *Q*(1),…*Q*(*t* – 1))

La variance *vQ*(*t*) de *Q*(*t*) se déduit des dérivées de la fonction *G* et des variances des variables par l'approximation suivante dans la méthode dite des statistiques différentielles :

$$vQ\left(t\right)\approx\left(G'_{Sp}\right)^2 vSp+\sum\left(G'_{Q(i)}\right)^2\cdot vQ\left(i\right)+2\sum G'_{Sp}\cdot G'_{Q(i)}\cdot r_{SpQ(i)}\sqrt{vSp.\,vQ\left(i\right)}+2\sum\sum G'_{Q(i)}\cdot G'_{Q(j)}$$
(5)

La variance de *Sp* notée *vSp*, représente la variation de surface par plante due à la densité locale. On établit que les corrélations entre *Sp* et les *Q*(*i*) valent 1 de même que les corrélations entre les *Q*(*i*) et les *Q*(*j*). Les dérivées de *G* par rapport aux *Q*(*i*) et à *Sp* se calculent facilement numériquement. Les valeurs de *Q*(*i*) et leurs variances *vQ*(*i*) se calculent donc par récurrence à partir de la graine *Q*0 (=*Q*(0)). Dans ce système, *vSp* apparaît comme un paramètre au même niveau que *Sp*, il est donc calculable par méthode inverse. Si les productions de biomasse par cycle ne sont pas observables les poids cumulés le sont par pesée. Les moyennes et les écarts types des compartiments se déduisent de la formule (5) à partir de leurs demandes partielles et donc les écarts types.

On établit ici la méthode pour le compartiment d'organe noté *o* (*o* = feuille, entrenœud, fruit,…).

Si $D_o(i)$ est la demande de la somme des puits des organes du compartiment *o*, et *D*(*i*) celle de la plante au cycle *i*, on a :

$D(i) = \Sigma_o D_o(i)$

La biomasse qui va au compartiment d'organe *o* vaut : $Q_o\left(i\right)=\frac{D_o(i)}{D(i)}\cdot Q\left(i\right)$.

La variance de la biomasse du compartiment s'écrit : $vQ_o\left(i\right)=\left(\frac{D_o(i)}{D(i)}\right)^2\cdot vQ\left(i\right)$.

Le poids de la plante s'écrit comme la somme des biomasses produites à chaque cycle :

$$TQ\left(t\right)=\sum\nolimits_{i=1,t}Q\left(i\right)$$

La variance du poids vaut : $vTQ\left(t\right)=\text{var}\left(Q\left(1\right)+Q\left(2\right)+...Q\left(t\right)\right)$

$$vTQ(t)_t=\sum\nolimits_i vQ\left(i\right)+2\sum\nolimits_{i,j}r_{Q(i)Q(j)}\cdot\sqrt{vQ\left(i\right)\cdot vQ\left(j\right)}$$

Mais $r_{Q(i)Q(j)}$ = 1 et en posant $sQ\left(i\right)=\sqrt{vQ\left(i\right)}$, on a la variance du poids de la plante qui s'écrit :

$$vTQ\left(t\right)=\left(\sum\nolimits_i sQ\left(i\right)\right)^2$$

Les moyennes et les variances des compartiments des organes se déduisent de ces calculs car les *Q*(*i*) et les *vQ*(*i*) (et $sQ\left(i\right)=\sqrt{vQ\left(i\right)}$) sont connus par les formules (4) et (5) :

Le poids du compartiment *O* au cycle *t* vaut :

$$TQ_o\left(t\right)=\sum\nolimits_{i=1,t}Q_o\left(i\right)$$

avec : $Q_o\left(i\right)=\frac{D_o(i)}{D(i)}Q\left(i\right)$et l'écart type :

$sQ_o\,(i) = \left(\frac{D_o(i)}{D(i)}\right).\ sQ\,(i)$

La variance du poids du compartiment *O* vaut :

$\mathrm{var}\,(TQ_o\,(t)) = \left(\sum_i sQ_o\,(i)\right)^2$

Le problème de connaître l'influence de la variation de *Sp* sur la variation des poids des compartiments de la plante en utilisant les variances est résolu.

Le calcul des paramètres du système plante se fait donc en se basant à la fois sur les séries organiques et les moyennes et les variances des poids des compartiments d'organes qui permettent d'estimer la variance *vSp* associée à *Sp*.

Appliqué à l'expérimentation maïs, le système fonctionne correctement (figure 13.19). On peut suivre pendant la croissance l'évolution simultanée de la biomasse des compartiments pour la moyenne et l'écart type. Les moyennes et les variances des compartiments sont mesurables directement à partir des échantillons prélevés à chaque stade de croissance. Le calcul des paramètres du système plante se fait donc en se basant à la fois sur les séries organiques, sur les moyennes et les variances des poids des compartiments d'organes qui permettent d'estimer la variance *vSp* associée à *Sp*. Dans la pratique, pour les calculs, on prend l'écart type *sSp* au lieu de *vSp*, car il a même dimension que *Sp*.

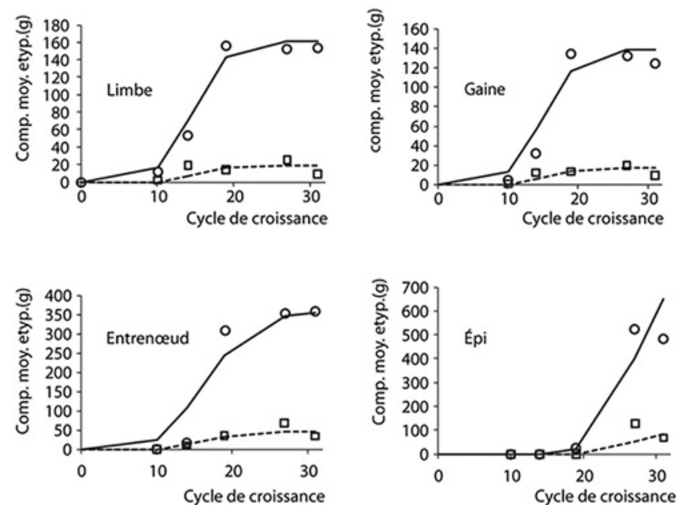



**Figure 13.19.** Évolutions des moyennes (lignes) et des écarts types (tirets) des poids des compartiments d'organes et leurs ajustements par le modèle.

Les (○) représentent les valeurs moyennes mesurées et les (□) les écarts types associés.

## Simulation d'un champ de maïs, passage de la plante au peuplement

Pour simuler un champ de maïs à partir de plantes individuelles dont on connaît les paramètres sources-puits, il faut donc prendre en compte la loi de retard à la germination et la variabilité de la surface disponible par plante *Sd* compte tenu de la densité moyenne *d* : (*Sd* = 1/*d*). On caractérise la variabilité de *Sd* par son écart type *σSd*, et la surface par plante est simulée par une loi normale de paramètres *Sd*, *σSd*. La loi de retard nécessite deux paramètres, et la variabilité de la biomasse un seul (*σSd*). Le passage de la plante au peuplement est donc très économique (3 paramètres supplémentaires), et qui sont de plus calculables par méthode inverse.

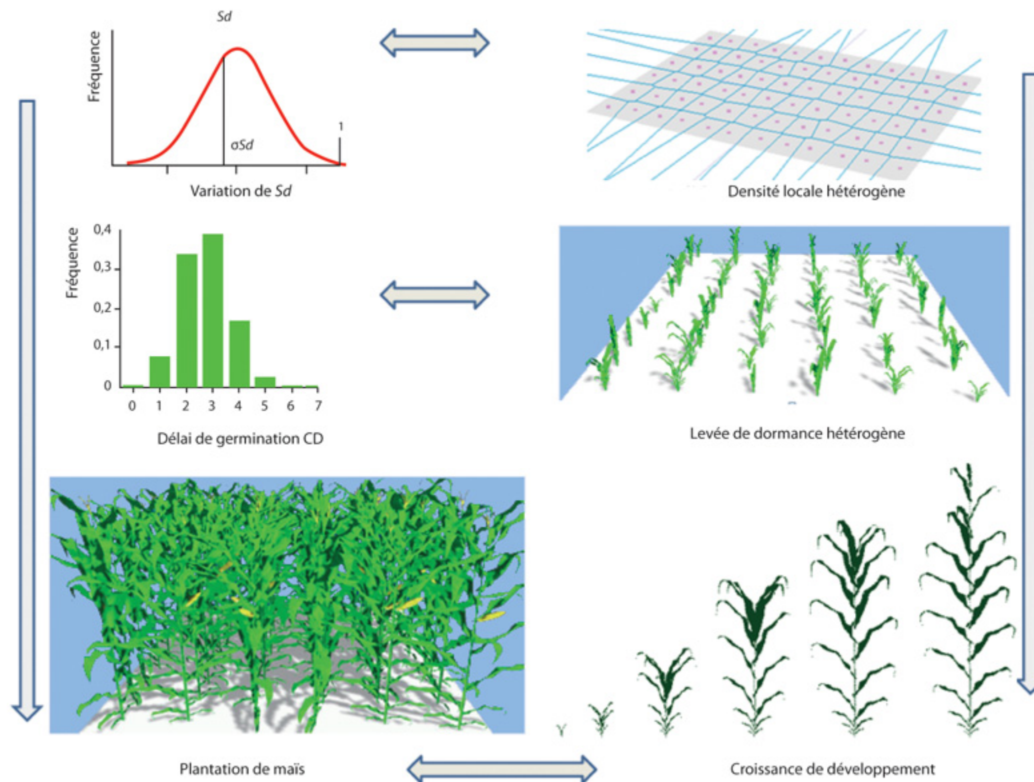



**Figure 13.20.** Simulation d'un champ.

Chaque plant de maïs pousse avec un délai à la germination et une surface de production tirée au hasard selon les lois de distributions calibrées sur les données individuelles. La parcelle reconstituée a les mêmes indices foliaires et de récolte que ceux de la parcelle originale. Le peuplement est reconstitué.

Avec le logiciel Simeo (Cirad), on construit un champ dont le maillage définit des surfaces individuelles par plante variable selon la loi normale ($Sp$, $\sigma Sp$). Pour reconstituer le champ, il faut tirer au hasard pour chaque plante un retard à la germination et une surface de projection. Les indices foliaires et de récolte sont alors conformes à ceux fournis par les mesures issues du peuplement (figure 13.20).

Le cas du maïs montre ainsi la liaison entre un modèle structure fonction (GreenLab) et un modèle de culture (Pilote) et leur étroite compatibilité.

## ⏩ Effet de la lumière et de la température sur la croissance du chrysanthème

Avec les contributions de MengZhen Kang, Suzana Carvalho, Ep Heuvelink sur des expérimentations de l'université de Wageningen.

### But de l'étude

La culture du chrysanthème a des fins ornementales. L'architecture de la plante a donc une importance économique particulière ; l'architecture et la représentation 3D de cette plante comptent plus que le poids de sa récolte. Alors que pour des plantes comme le maïs, c'est le poids des organes qui est utile, ici ce sont les dimensions et les nombres d'organes (feuilles, entrenœuds (hauteur de la plante), fleurs) qui sont à prendre en compte. La lumière et la température modifient notablement la croissance et l'architecture de la plante. Il s'agit de mesurer leurs influences sur la croissance de la plante et de régler et optimiser leurs valeurs dans une serre. Notons que s'il est souhaitable que les paramètres restent stables pendant la croissance dans des conditions environnementales variées, pour que le modèle soit robuste, rien n'empêche que les valeurs de ces paramètres

dépendent de ces conditions. Ainsi, en électricité, les résistances dépendent des températures mais la loi d'Ohm reste valide.

Il s'agit d'étudier la variation phénotypique de l'architecture de la plante en fonction de la combinaison des paramètres environnementaux. Quatre niveaux d'intensité lumineuse et quatre niveaux de température ont été retenus qui définissent une grille de conditions de cultures contrôlées pour 16 chapelles dans la serre. Huit combinaisons ont été choisies pour la calibration et huit combinaisons ont servi à la validation (figure 13.21). Ces études ont été publiées dans (Kang *et al.*, 2006) et (Kang *et al.*, 2012).

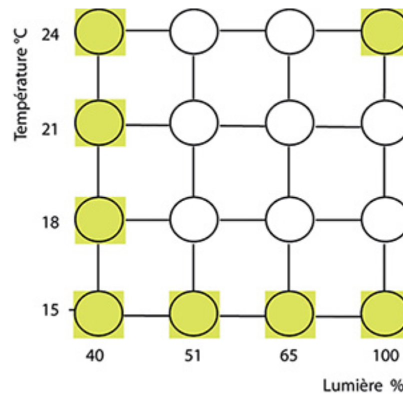



**Figure 13.21.** Combinaisons lumières-températures retenues pour l'étude de la croissance du chrysanthème.

Les 8 combinaisons (○ jaunes) servent à calibrer les paramètres sur les bords de la grille pour prédire les 8 combinaisons (○ blancs) à l'intérieur de celle-ci.

## Description de la plante

Le chrysanthème est une herbacée dont la croissance est similaire au *Psilanthes* (chapitres 7 et 12). Sa basipétalie est plus marquée, ce qui implique que la floraison se propage de haut en bas de la tige principale par expansion en ordre inverse de la séquence développement. Le développement est continu et le phytomère de base produit un entrenœud, une feuille et potentiellement une ramification, jusqu'à l'ordre 3. La plante est photopériodique. La floraison est déclenchée par un raccourcissement de la durée de l'éclairage journalier. La floraison terminale sur la tige force celles sur les ramifications ce qui achève leur développement. Celui-ci reste en bonne partie caché sous forme embryonnaire et en attente d'expansion basipétale. La croissance est complexe. Une des particularités des structures secondaires tient aux feuilles de l'ordre 2 qui apparaissent en premier à l'aisselle des feuilles de la structure principale, suivies par l'élongation des entrenœuds qui les portent et qui les poussent littéralement loin de la tige principale. Au final, apparaît l'expansion de la fleur terminale.

## Données issues des observations

La densité élevée de 69 plantes par $m^2$ fournit une surface de production $Sp$ = 0,0145 $m^2$ par plante. La plante a été cultivée en serre en atmosphère contrôlée. La plantation se fait à partir de boutures qui ont déjà huit phytomères formés. Ce qui constitue une particularité pour les conditions initiales. Le développement des plantes est suivi régulièrement toutes les semaines, cinq plantes sont sacrifiées par stade d'observation. Au bout de deux semaines on déclenche la floraison par un flash lumineux, ce qui met un terme au développement car tous les apex des axes fleurissent. On définit des stades d'observations phénologiques (figure 13.22) : la plantation de la bouture (H0), le traitement lumineux H1, l'apparition du bouton floral de la tige principal (H2), l'apparition des bourgeons floraux sur les structures latérales (H3), la récolte (H4). Les données récoltées pour calibrer le modèle sources-puits sont les séries organiques simples du tronc, les séries composées des inflorescences latérales pour l'étude de la croissance et, pour les effets croisés lumière-température, les compartiments globaux d'organes par type : feuilles, entrenœuds et fleurs pour chaque date de récolte.

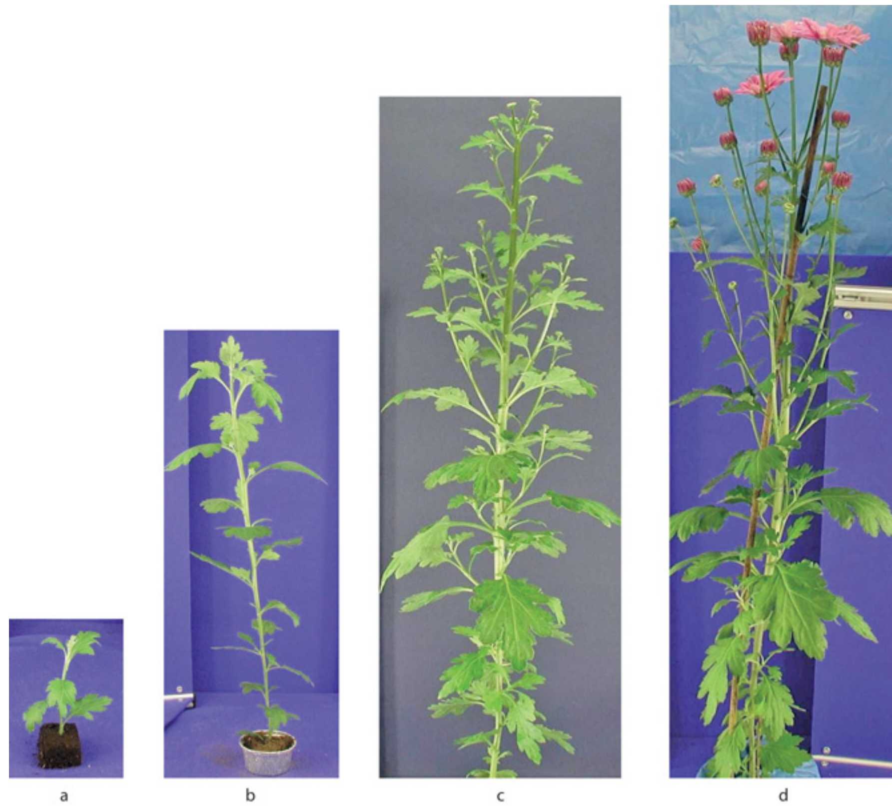



**Figure 13.21bis.** Croissance d'un chrysanthème.

Les feuilles des structures latérales apparaissent précocement à l'aisselle des feuilles de la tige principale. Ensuite les entrenoeuds des structures latérales produisent leur expansion poussant les feuilles des structures latérales à l'extérieur de la tige. Enfin, les bourgeons floraux termianux commenecnt leur expansion.

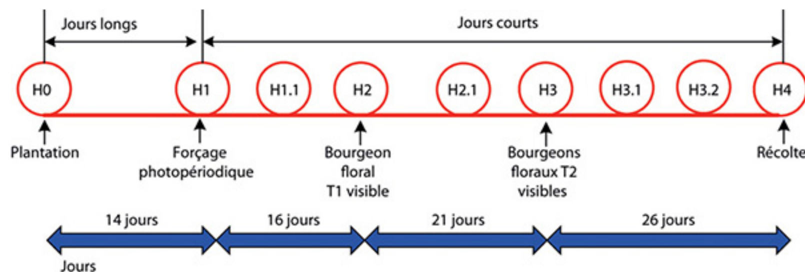



**Figure 13.22.** Croissance d'un chrysanthème. Stades des développements phénologiques du chrysanthème ayant fait l'objet de collecte de données pour l'analyse.

H0 : mise en pot de la bouture. H1 : déclenchement de la floraison. H2 : apparition du bourgeon terminal de la tige. H3 : apparition des bourgeons terminaux sur les rameaux. H4 : récolte.

## Schéma de développement

La culture s'effectue sur environ 90 jours. Le développement suit les sommes de températures qui permettent de définir la durée du cycle de développement. Le nombre total de CD qui pilotent le développement et la croissance est de 51, ce qui correspond à 1300 °C jour (figure 13.23). La floraison bloque le développement de la tige et des ramifications à 32 phytomères. Il n'y a pas de part stochastique appréciable, et on fixe à la valeur 1 les paramètres de Bernoulli $b_1$ et $b_2$ et le rapport de rythme $w$, ce qui donne à la cime une allure régulière sur le plan du développement. Les branches d'ordre 2 ont au maximum 8 entrenœuds et celles d'ordre 3, 3 entrenœuds.

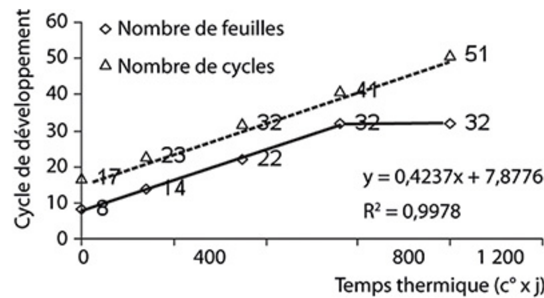



**Figure 13.23.** Liaison développement somme des températures.

La liaison nombre de cycles et somme des températures est linéaire (triangles). Les phytomères restent en attente d'expansion sur environ 10 CD dans le méristème apical (◊). La floraison est déclenchée à 32 CD ce qui arrête le développement. La croissance des organes continue au-delà jusqu'à 51 CD.

## Schéma de croissance

Le schéma de croissance ne suit pas le schéma de développement et fonctionne selon les principes de basipétalie du chapitre 9. Sur la tige principale, il y a un décalage d'environ 10 CD entre l'expansion visible et l'initiation des phytomères (figure 13.24). Après 32 CD, la plante continue sa croissance jusqu'à 51 CD en déclenchant l'expansion des organes préformés. Les feuilles secondaires des structures latérales apparaissent d'abord à l'aisselle des feuilles de la tige principale. Ensuite, les entrenœuds des structures latérales produisent leur expansion à partir du sommet de la tige, poussant à l'extérieur les feuilles secondaires formant ainsi des axes secondaires (dont le développement est déjà achevé par une floraison apicale). Ensuite, les bourgeons floraux terminaux commencent leur expansion. La basipétalie est marquée. La senescence des feuilles finira par arrêter la croissance et les structures latérales à la base de la tige resteront embryonnaires bien qu'elles soient les plus développées. Dans l'expérimentation, on estime que les feuilles sont toutes fonctionnelles jusqu'à la récolte terminale. La durée d'expansion des feuilles et des entrenœuds est fixée à 12 CD. La série organique des feuilles de la tige montrent un profil classique qui s'accroit en partant de la base passe par un maximum puis s'effile à l'extrémité car la demande des inflorescences ralentit la croissance des phytomères de la tige. La série organique des entrenœuds montrent l'existence d'une croissance secondaire. L'effet de la bouture est visible à la base.

## Établissement des séries organiques et des compartiments

Les séries organiques simples de la tige des feuilles et des entrenœuds ont été mesurées en poids frais sur les huit stades de croissance et servent à calculer les fonctions de variations des puits. Pour l'ensemble de l'expérimentation, les données des biomasses des compartiments d'organes par stades de croissance (poids des feuilles et des entrenœuds de la tige, et poids total des feuilles, des entrenœuds et des fleurs de toutes les structures latérales), ont été mesurées en poids sec. Elles sont suffisantes pour calculer tous les paramètres sources-puits, les fonctions de variations de puits ayant été estimées préalablement. Ceci simplifie grandement les mesures à effectuer.

## Calibration du modèle

Dans une première expérimentation qui sert à calibrer finement le modèle avec les séries organiques, la plante n'a exprimé que l'ordre 1 de ramification. La loi de retard des inflorescences secondaires s'écrit :

$$d_o(x) = g_1 \cdot (T_1 - x) \quad x \leq T_1, g_1 \geq 0$$

La valeur $T_1$ = 32 correspond au nombre de phytomères de la tige qu'on observe empiriquement. L'ajustement par la méthode heuristique OEP (Optimisation par essaims particulaires ou PSO *Particule Swarm Optimization*) (Kennedy *et al*., 1995) fournit la valeur $g_1$ = 1,6.

### Calcul des allométries

La valeur de la récolte repose ici plus sur la valeur esthétique de l'architecture de la plante que sur la biomasse produite. Les allométries des formes des organes qui permettent de passer du volume aux dimensions prennent donc ici une importance particulière. Au-delà des relations sources-puits qui ne concernent que le poids des organes, il faut aussi modéliser la forme des feuilles et celle des entrenœuds. Cette dernière est essentielle pour avoir la hauteur de la plante. L'entrenœud est défini comme un cylindre de longueur *h* et de section *s*. Le volume $v = h \cdot s$ est relié au poids par l'intermédiaire de la densité dont la valeur est approximée à 1 pour la matière fraiche. On établit (chapitre 5) une relation d'allométrie entre *h/s* et *v*, selon $\frac{h}{s} = \mathrm{b} \cdot v^{\alpha}$ ce qui donne :

$$h = \sqrt{\mathrm{b}} \cdot v^{\frac{1-\alpha}{2}} \ \ et \ \ s = \sqrt{\frac{1}{\mathrm{b}}} \cdot v^{\frac{1+\alpha}{2}}$$

Mais pour obtenir cette relation, il est plus commode de lier directement, par observation, *h* et *s*, sous la forme $h = k \ s^{\beta}$ qui redonne les valeurs : $b = k^{1-\alpha}$ et $\alpha = \frac{1-\beta}{1+\beta}$. La surface la feuille est reliée, comme d'habitude, au poids par une relation linéaire (figure 13.24). Pour les feuilles, $\varepsilon$ le rapport poids frais / surface vaut $\varepsilon = 0{,}035$. Il est équivalent à une épaisseur. Il permet de lier le poids des feuilles à l'indice foliaire. La relation longueur section entrenœud s'écrit : $h = 0{,}87 \times s^{0{,}84}$ ce qui donne les coefficients : $\alpha = 0{,}087$ et $b = 0{,}85$. Ces valeurs permettent de calcul de la hauteur de la plante qui est une donnée requise ici. Notons que les allométries seront différentes si on travaille en poids sec, ce qui vaut environ le dixième du poids frais. Dans ce cas, la surface de la feuille est considérée comme invariante, ce qui change c'est son épaisseur. De même, la longueur de l'entrenœud est considérée comme invariante, ce qui change c'est son diamètre.

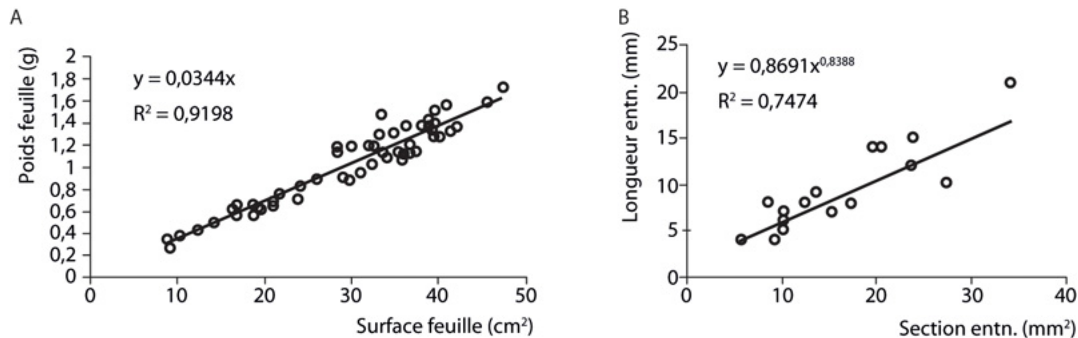



**Figure 13.24.** Relations d'allométries entre les dimensions des organes et leur volume chez le chrysanthème.

**a** : relation poids / surface pour la feuille. **b** : relation longueur / section pour l'entrenœud de la tige.

## Relations sources-puits pendant la croissance

Une première calibration a été effectuée en se limitant à l'ordre 1 pour la ramification. Les mesures correspondent à deux plantes par stade de croissance. La calibration du modèle est assez complexe (figure 13.25). La transplantation de la bouture et l'ablation de la fleur terminale occasionne des perturbations visibles sur les séries organiques mais qui deviennent invisibles au niveau des compartiments (figure 13.26). Ainsi l'initiation de la croissance à partir d'un jeune plant et non de la graine font que les réserves *Q*0 sont celles de la plantule. Les lois de retards sont calculées de façon à ce que le nombre de boutons floraux observés à un stade de croissance donné soit correct. L'heuristique OEP a été mise en œuvre pour cet ajustement.

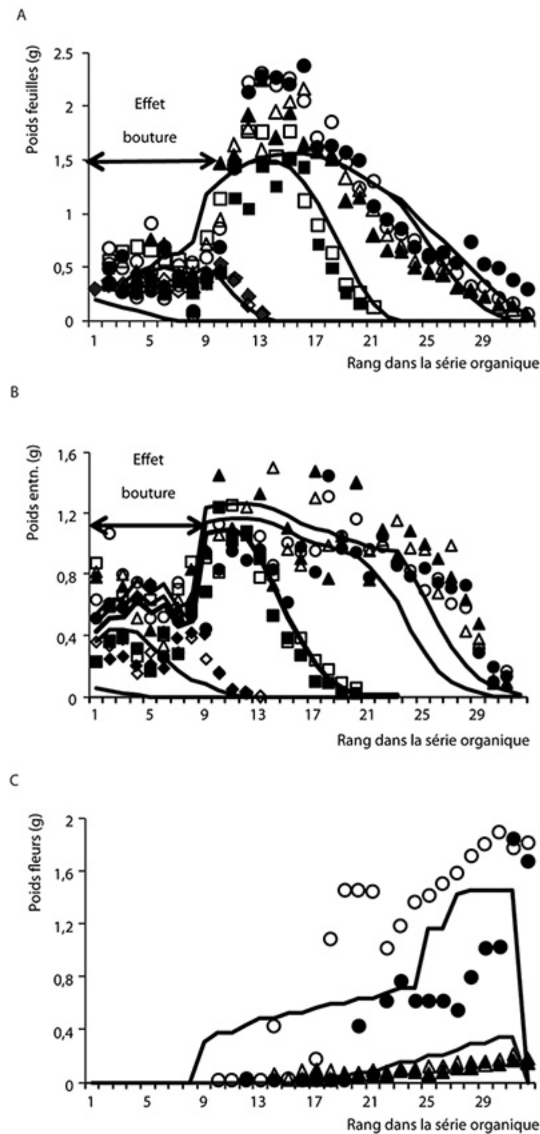



**Figure 13.25.** Ajustements des séries organiques mesurées et calculées sur 4 stades de croissance du chrysanthème avec des mesures sur 2 répétitions (respectivement symboles pleins et vides).

**a** : feuilles, **b** : entrenœuds, **c** : inflorescences latérale. L'effet bouture est net. Les feuilles des rangs 9 à 17 ont une expansion plus importante que prévu, car les premières feuilles ont figé leur expansion à cause de la transplantation. La croissance secondaire des entrenœuds est nettement visible.

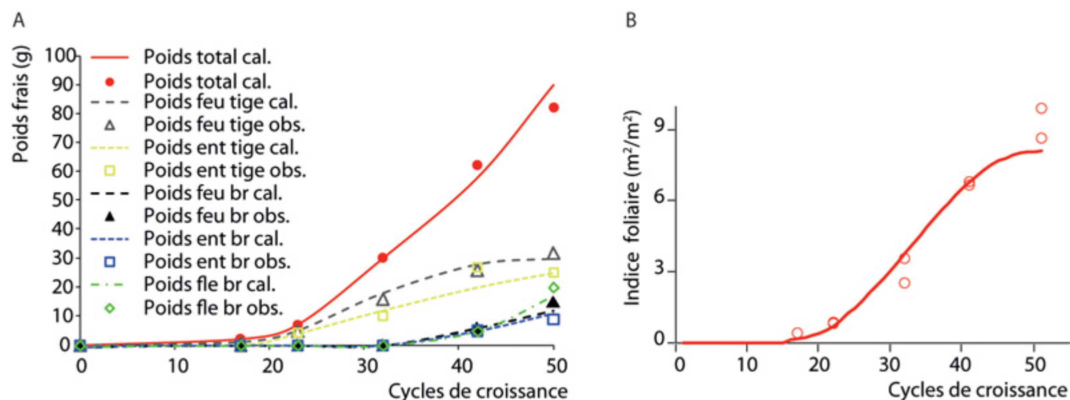


**Figure 13.26.** Ajustement des compartiments d'organes et indice foliaire.

**a** : ajustement par le modèle des différents compartiments d'organes pour la biomasse (○ = biomasse totale, □ = feuilles, triangles = entrenœuds, ◊ = fleurs). Les marqueurs vides représentent les totaux en poids des organes sur la tige et les marqueurs pleins les totaux des organes sur les ramifications. La biomasse accumulée dans les ramifications est moindre que celle sur la tige. **b** : indice foliaire (calculé = trait ; observé = ○). Le modèle restitue bien globalement la croissance de la plante.

La croissance des entrenœuds est complexe. La croissance primaire doit être décomposée en deux périodes. L'une avant l'ablation de la fleur terminale et l'autre après. Le puits de l'entrenœud s'écrit : $p_e(i,j) = p_e \cdot v_{pe}(i - d_j) + \alpha \cdot v_{pe}(i - \theta)$. Au rang $j$ sur la tige et à l'âge chronologique $i$ en CD, la variation du puits $v_{pe}(i - d_j)$ dépend du retard à l'expansion $d_j$. Le puits est nul si : $i \leq d_j$. Par ailleurs, on coupe la fleur terminale au CD θ. Le puits des entrenœuds s'accroît alors d'une quantité $\alpha \cdot v_{pe}(i - \theta)$. Cette quantité est nulle si : $i \leq \theta$.

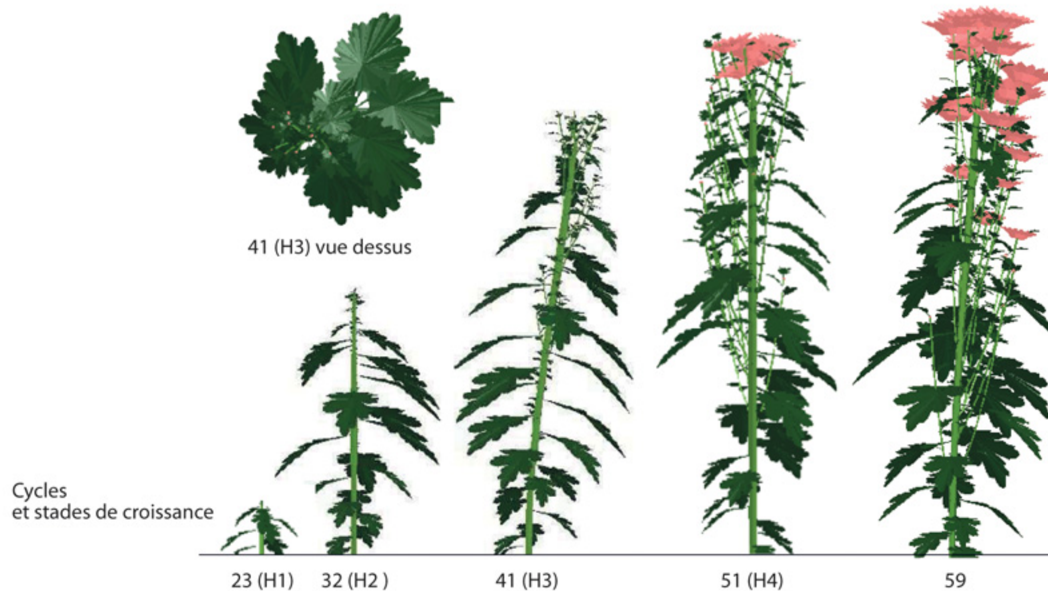



**Figure 13.27.** Croissance et architecture du chrysanthème.

On simule ici les architectures qui correspondent aux stades de croissance (en CD) sélectionnés en figure 13.22.

Tableau 13.7. Paramètres de la croissance du chrysanthème.

| **Paramètres** | **Description** | **Estimation** |
|---|---|---|
| $p_{a1}$ | Puits des feuilles de la tige (égal à 1, par définition) | 1 |
| $p_{a2}$ | Puits des feuilles des ramifications | 0,04 |
| $B_{a1}$ | Variation du puits des feuilles de la tige | 0,50 |
| $p_{e1}$ | Puits des entrenœuds de la tige | 0,42 |
| $p_{e2}$ | Puits des entrenœuds des ramifications | 0,05 |
| $B_e$ | Variation du puits des entrenœuds de la tige | 0,63 |
| $p_c$ | Puits 1 de la croissance secondaire | 0,02 |
| $p_f$ | Puits d'une fleur | 0,79 |
| $B_f$ | Variation du puits de la fleur | 0,78 |
| $r$ | Efficience de la lumière | 0,02 |
| $k$ | Coefficient de la loi Lambert-Beer | 0,60 |
| $Q0$ | Réserve liée à la bouture | 21 |
| $\alpha$ | Puits 2 de la croissance secondaire après ablation de la fleur terminale | 6,04 |

Les paramètres des puits sont calculés par les moindres carrés à partir des séries organiques. La croissance secondaire est encore modélisée comme au chapitre 8. En ajustant les données au modèle les moindres carrés

donnent les valeurs des paramètres dans le tableau 1.

Ces paramètres permettent de simuler la croissance et l'architecture de la plante. La figure 13.26a montre que la croissance en biomasse des différents compartiments d'organes est ajustée. Par ailleurs, l'indice foliaire qui contrôle étroitement la croissance est reproduit en figure 13.26b. La restitution de l'architecture de la plante à ces divers stades de croissance est visualisée en figure 13.27. Grâce à la prise en compte des allométries les dimensions de la plante sont également correctement reproduites.

## Effets combinés lumière-température sur la croissance et l'architecture du chrysanthème

Il s'agit d'étudier la plasticité de l'architecture de la plante sous l'action des deux principaux paramètres environnementaux lumière et température selon le schéma de la figure 13.21. Dans cette seconde expérimentation on ne prend en compte que les compartiments d'organes en supposant les variations de puits stabilisées aux valeurs estimées dans l'expérimentation précédente. On distingue à chaque stade de croissance les poids totaux des organes de la tige (feuilles, entrenœuds) et les poids totaux des compartiments d'organes des branches (feuilles, entrenœuds, fleurs). Les biomasses ont été mesurées ici en poids sec. La croissance secondaire a été simplifiée en faisant dépendre le puits de *Q/D*. La structure complète de la plante est affiché en figure 13.29. Le nombre de phytomères des axes donne $T_1$ = 32 pour la tige. Pour les branches, la valeur $T_2(x)$ qui donne le nombre de phytomères en fonction du rang d'insertion sur la tige est bornée par la valeur 8. Sur les ordres de ramification 2, la valeur $T_3(x,y)$ est bornée par la valeur 3.

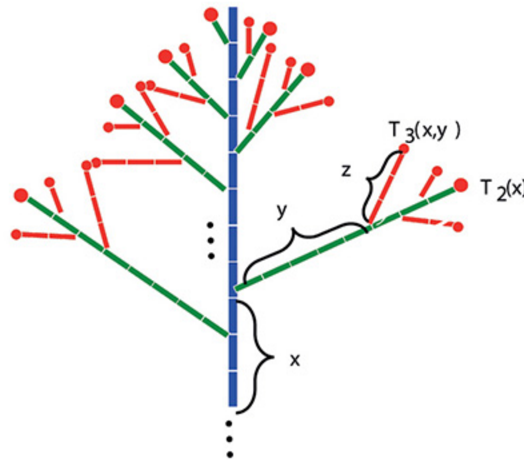



**Figure 13.28.** Structure de la plante et repérage des abscisses *x, y, z* (chemin PDG, chapitre 7) pour déterminer les retards à l'expansion des organes des phytomères.

Les lois de retard des organes à l'expansion porte sur les deux ordres de ramification et dépendent des coordonnées *x, y, z* sur les axes d'ordre 1, 2 et 3.

$$d_O(x) = g_1 \cdot {c_1}^{T_1 - x} \cdot (T_1 - x) \qquad x \leq T_1, g_1 \geq 0, c_1 \geq 1,$$

$$d_O(x,y) = d_O(x) + g_2 \cdot {c_2}^{T_2(x) - y} \cdot (T_2(x) - y) \quad y \leq T_2(x), g_2 \geq 0, c_2 \geq 1$$

En plus des paramètres $g_1$ et $g_2$, des termes non linéaires $c_1$ et $c_2$ ont été rajoutés pour accentuer le retard à l'expansion des ordres 2 de ramifications. À chaque type d'organe sont associées des valeurs $g_1$, $g_2$, $c_1$ et $c_2$. Celles-ci sont calculées à partir des poids des compartiments d'organes des ramifications par méthode inverse en utilisant la méthode heuristique des OEP.

### Paramètres liés au développement

La durée du cycle de développement appelé encore phyllochrone dépend de la lumière et de la température. Ici 100 % de lumière signifie 340 µmol $m^{-2}$ $s^{-1}$.

**Tableau 13.8.** Nombre de phytomères par jour, produits par une tige.

| **Lumière (en %) / température** | 40 | 51 | 65 | 100 |
|---|---|---|---|---|
| 15 °C | 0,43 | 0,46 | 0,46 | 0,49 |
| 18 °C | 0,5 | 0,58 | 0,56 | 0,62 |
| 21 °C | 0,58 | 0,64 | 0,63 | 0,65 |
| 24 °C | 0,57 | 0,61 | 0,65 | 0,7 |

Pour T = 24 et L = 100, la tige produit 0,7 phytomère / jour

Tableau 13.9. Nombre de phytomères de la tige.

| **Lumière (en %) / température** | **40** | **51** | **65** | **100** |
|---|---|---|---|---|
| 15 °C | 32 | 31 | 31 | 29 |
| 18 °C | 32 | 31 | 31 | 31 |
| 21 °C | 32 | 31 | 31 | 29 |
| 24 °C | 33 | 30 | 31 | 29 |

On constate que le nombre de phytomères produits par une tige augmente avec la température et la lumière. Pour comparer les plantes entre elles, il faut leur donner une même durée pour le cycle de développement. Pour cela, on affecte au développement le plus rapide un CD pour un phytomère produit (correspondant à $T = 24$ et $L = 100$), les autres sont ajustés avec un rapport de rythme. Ainsi, pour l'expérience $T = 15$ et $L = 40$, le rapport de rythme vaut $w = 0{,}43/0{,}7$ soit $w = 0{,}61$. Les rapports de rythme sont représentés dans GreenLab comme une suite périodique de 0 et 1 (chapitre 2). Ainsi, les différents traitements partagent le même nombre de CD. Le nombre de phytomères par tige ne dépend pas de la température, mais diminue légèrement si la lumière augmente. Le développement de la plante est donc raccourci.

## Paramètres liés à la croissance

Rappelons l'équation de la croissance dans le modèle GreenLab :

$$Q\left(t\right) = \frac{E \cdot Sp(t)}{r} \cdot \left(1 - \exp\left(-\frac{k}{\varepsilon} \cdot \frac{Qf(t)}{Sp(t)}\right)\right) \cdot \Delta t$$

$\Delta t$, par définition, vaut 1 pour toutes les expérimentations grâce à la notion de cycle et la prise en compte du rapport de rythme. Mais la quantité d'énergie reçue (paramètre $E$) par CD dépend de la durée du phyllochrone τ, et de la longueur du jour δ.

On peut écrire : $E = L \cdot 3600 \cdot \tau \cdot \delta \cdot \Delta t$ avec : L = intensité de la lumière (mol/m$^2$/s), τ = durée du jour en heure, δ = durée du phyllochrone en jour et $\Delta t = 1$, normalisation de l'âge chronologique en CD.

La quantité de lumière reçue par cycle sera d'autant plus grande que le phyllochrone et le jour de l'année sont longs. Le paramètre $k$ est le coefficient cultural qui est donné empiriquement pour les grandes cultures. Le paramètre $\varepsilon$ qui est l'allométrie qui lie le poids de la feuille à sa surface est important car il donne la surface foliaire $Sf(t)$ à partir de la biomasse des feuilles $Q_f(t)$. Cependant, si la densité $d$ de plantation est grande, la surface de production vaut : $Sp = 1/d$ et l'épaisseur de la feuille n'a plus d'influence car l'indice foliaire est fort. On peut ne pas en tenir compte ici.

Pour chaque combinaison température-lumière de la grille d'expérimentation, on estime les paramètres sources-puits, à partir des poids des compartiments d'organes mesurés sans recours aux séries organiques, car les valeurs des paramètres des fonctions de variation des puits sont supposées avoir été établies une fois pour toutes dans l'expérimentation précédente. Elles sont affichées dans le tableau 13.8. L'ajustement de la répartition de la biomasse dans les compartiments au cours du temps est satisfaisant (figure 13.29).

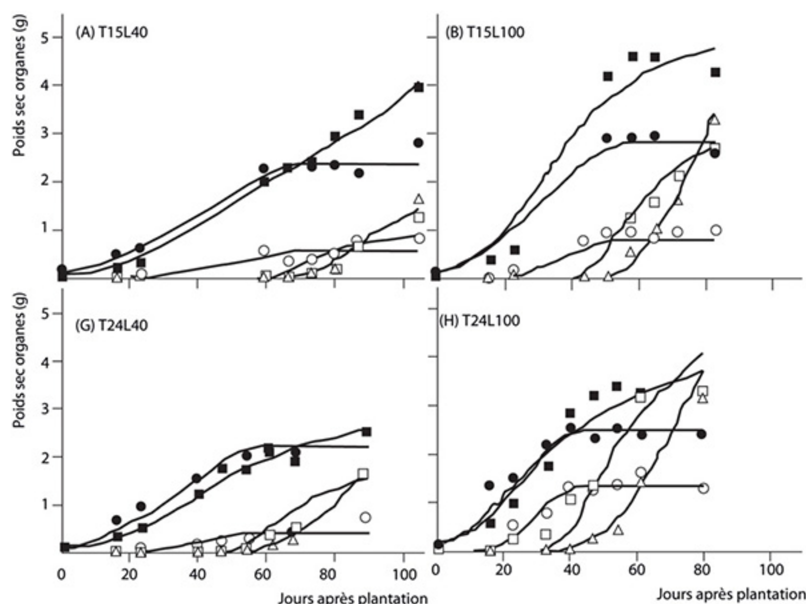



**Figure 13.29.** Ajustements multi-stades de croissance des compartiments d'organes des tiges et des branches pour les feuilles, les entrenœuds et les fleurs, pour différentes combinaisons de lumières et de températures.

Les ajustements sont corrects mais à chaque combinaison les paramètres sources-puits calculés sont ré-estimés.

Rappelons qu'une modification des valeurs des paramètres sources-puits quand les paramètres environnementaux changent ne remet pas en cause le modèle lui-même du moment où les données observées sont correctement ajustées par méthode inverse.

## Méthode d'estimation des paramètres par interpolation

Les valeurs des paramètres sources-puits du modèle GreenLab sont recalculées par méthode inverse dans les 16 expériences contrôlées pour la lumière et la température selon la grille d'expérimentation (figure 13.21). On se propose de prédire par régression les valeurs des paramètres à l'intérieur de la grille, à partir de ceux calculés sur ses bords, en utilisant une forme quadratique qui calcule l'effet de la lumière et de la température et qui mime un développement limité des fonctions inconnues de ces paramètres à l'ordre 2.

$$f = a_1T^2 + a_2L^2 + a_3T + a_4L + a_5T \, . \, L + a_6$$

Les coefficients $a_i$ sont calculés par régression uniquement sur les 8 expérimentations correspondantes aux bordures (RG) de la grille 21. Ils sont utilisés dans un deuxième temps pour prédire les valeurs des paramètres sources-puits pour sur les 8 expérimentations RB (figure 13.21). On les compare ensuite avec les valeurs calculées directement à partir des expérimentations, afin de juger de leurs valeurs prédictives.

## Résultats

Les 8 combinaisons (RG) sur le bord de la grille permettent de calculer les coefficients $a_i$ par régression. Ils servent de référence pour estimer les paramètres du modèle GreenLab pour les 8 autres combinaisons (RB) température-lumière (TL). On prédit ainsi la croissance des plantes en faisant fonctionner le modèle et on la compare avec celle effectivement réalisée dans chacune des combinaisons. On obtient finalement un bon accord entre les prédictions et les données qui sont ici les poids des compartiments d'organes sur les tiges et les branches. La croissance du chrysanthème est donc reliée aux combinaisons des deux paramètres environnementaux lumière et température.

**Tableau 13.10.** Valeur des puits des organes des branches, de la croissance secondaire et de l'efficience de la lumière obtenus sur les bords de la grille.

| *T*(°C) | *L*(%) | $Pp_{a2}$, *CV* = 19 % | $p_{e2}$, *CV* = 16 % | $p_c$, *CV* = 6 % | $p_{f2}$' *CV* = 20 % | *1/r*, *CV* = 2 % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 15 | 40 | 0,012 | 0,11 | 3,09 | 1,09 | 0,59 |
| | | | | | | |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 15 | 51 | 0,014 | 0,19 | 3,53 | 1,7 | 0,71 |
| 15 | 65 | 0,016 | 0,19 | 4,72 | 2,55 | 0,78 |
| 15 | 100 | 0,019 | 0,3 | 5,79 | 3,7 | 1,24 |
| 18 | 40 | 0,011 | 0,09 | 4,43 | 1,4 | 0,61 |
| 21 | 40 | 0,008 | 0,11 | 3,89 | 1,41 | 0,75 |
| 24 | 40 | 0,009 | 0,14 | 3,44 | 1,37 | 0,66 |
| 24 | 100 | 0,035 | 0,33 | 4,59 | 2,17 | 1,28 |

Les combinaisons TL n'affectent pas les phytomères de la tige pour la croissance primaire des entrenœuds. $Q0$ = 0,103 g pour la graine, $p_a$ = 1 pour les feuilles (par définition), $p_e$ = 0,55 pour les entrenœuds.

Les combinaisons TL, en revanche, ont une influence sur la croissance secondaire, l'efficience de la lumière et les puits des organes des branches. On remarque que la température est sans effet notable sur les valeurs des puits et de l'efficience de la lumière. L'augmentation de l'intensité lumineuse les accroit, en particulier le puits des fleurs.

La figure 13.30 montre que pour les 9 stades de croissance et les 8 combinaisons TL des expérimentations *RB*, les poids des organes observés tous types confondus sont bien prédits, ce qui constitue une validation du modèle.

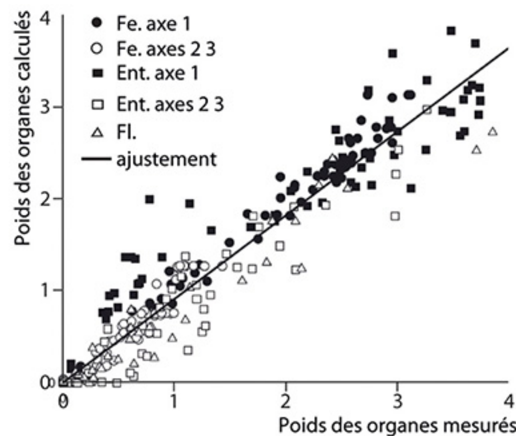



**Figure 13.30.** Prédiction du poids des différents organes de la tige et des branches pour 8 combinaisons de la lumière et de la température sur 9 stades de croissance.

Les paramètres sont estimés à partir de la fonction : $f = a_1T^2 + a_2L^2 + a_3T + a_4L + a_5T \,.\, L + a_6$.

### Nombre de fleurs produites

Les paramètres des lois de retards à l'expansion ont été estimés en même temps que les paramètres sources-puits. On valide la procédure d'interpolation en comparant les observations avec les valeurs prédites.

Tableau 13.11 : Coefficients de contrôle des délais dans l'équation du retard à l'expansion

| $T$(°C) | $L$(%) | $g_1$ | $g_2$ | $c_1$ | $c_2$ |
|---|---|---|---|---|---|
| 15 | 40 | 1 | 1,5 | 1,05 | 2,00 |
| 15 | 100 | 1,03 | 1,7 | 1,03 | 1,74 |
| 24 | 40 | 1,64 | 1,58 | 1,01 | 2,00 |
| 24 | 100 | 1,53 | 1,86 | 1 | 2,00 |

Les feuilles ont une expansion immédiate dans toute la plante. Les feuilles portées par les ramifications forment des rosettes à l'aisselle des feuilles de la tige avant même que l'expansion des entrenœuds les ait poussées hors de celle-ci. Les indices désignent l'ordre de branchement. Les coefficients $g_i$ et $c_i$ calculés sont les mêmes pour les entrenœuds et les fleurs. On constate que l'augmentation de la température change la valeur des paramètres $g_i$ et que la lumière est sans effet notable.

Les paramètres $c_i$ sont stables. Ces paramètres qui modifient l'apparition des organes sur les ramifications, jouent un rôle essentiel dans le calcul de la demande et sur l'architecture de la plante. La baisse de température augmente

la basipétalie sur la tige. L'augmentation de la lumière diminue le développement de la tige ce qui a pour effet d'accélérer la floraison et d'augmenter le puits des fleurs. La plante est plus trapue et les fleurs sont plus grosses.

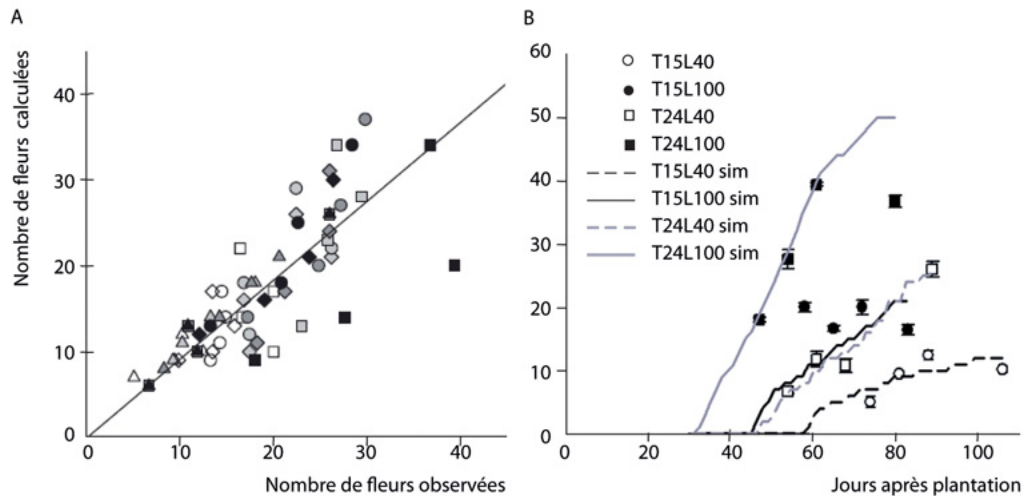



**Figure 13.31.** Production des fleurs.

**a** : Comparaison des nombres de fleurs observées et prédites par les lois de retard à l'expansion obtenues par interpolation. Les intensités de la lumière (40, 51, 65, 100) sont représentées respectivement par les formes triangles, ◊, ○, □. Les températures (15, 18, 21, 24) sont représentées par les couleurs de remplissage blanc, gris clair, gris foncé, noir. **b** : nombre de fleurs produites selon l'âge de la plante (observées marqueurs, calculées traits), en fonction des combinaisons lumière et température.

Il est visible en figure 13.31a que les nombres de fleurs observées sont en bonne concordance avec les prédictions calculées avec les combinaisons lumière et température et que figure 13.31b, la baisse de la lumière diminue le nombre de fleurs produites tout en retardant leur apparition. Le modèle restitue bien également dans la grille par interpolation sur les bords, la surface foliaire et la hauteur des plantes (données importantes sur le plan esthétique) (figure 13.32).

### Surfaces foliaires et hauteurs des plantes

Les paramètres qui contrôlent la croissance et le développement de la structure végétale prédisent correctement par simulation les évolutions des surfaces foliaires et les hauteurs des plantes (figure 13.32). Les paramètres qui contrôlent la croissance et le développement de la structure végétale prédisent correctement par simulation les évolutions des surfaces foliaires et les hauteurs des plantes (figure 13.32). Cette prédiction est importante pour évaluer la qualité visuelle de la production florale.

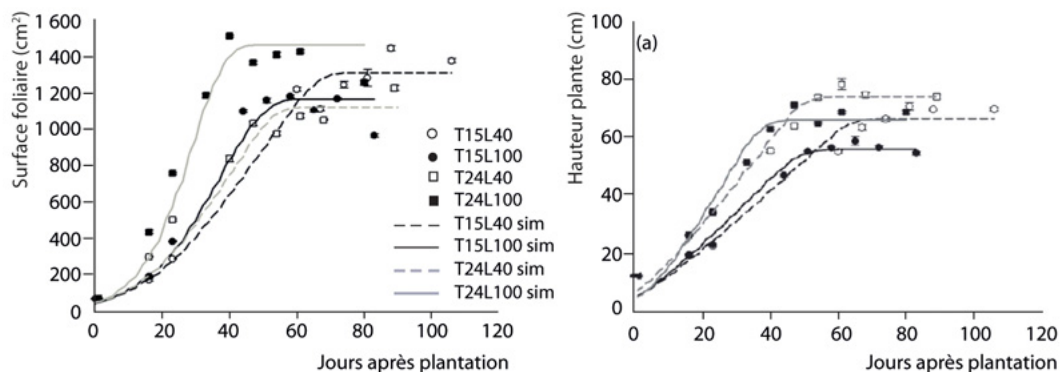



**Figure 13.32.** Surfaces foliaires observées et calculées des plantes.

**a** : surfaces foliaires observées et calculées pour différentes combinaisons de lumière et température). **b** : croissance en hauteur des plantes pour ces mêmes combinaisons. La validation du modèle est satisfaisante.

## Visualisation des plantes obtenues par les différents traitements température-lumière

La figure 13.33 montre des photographies des plantes obtenues dans les divers traitements, pour une même durée en temps calendaire. Ceux-ci sont rangés en 4 blocs dans lesquels la température est constante et vaut respectivement 15, 18, 21, 24 °C. Dans un bloc la lumière décroit en pourcentage par plante de 100 %, 64 %, 54 %, 40 %. Il est visible que les basses températures retardent la floraison et favorise le développement végétatif. L'effet de la lumière croissante diminue la durée du développement et donc raccourcit la longueur de la tige avant floraison. Il augmente le puits des fleurs et donc leurs volumes.

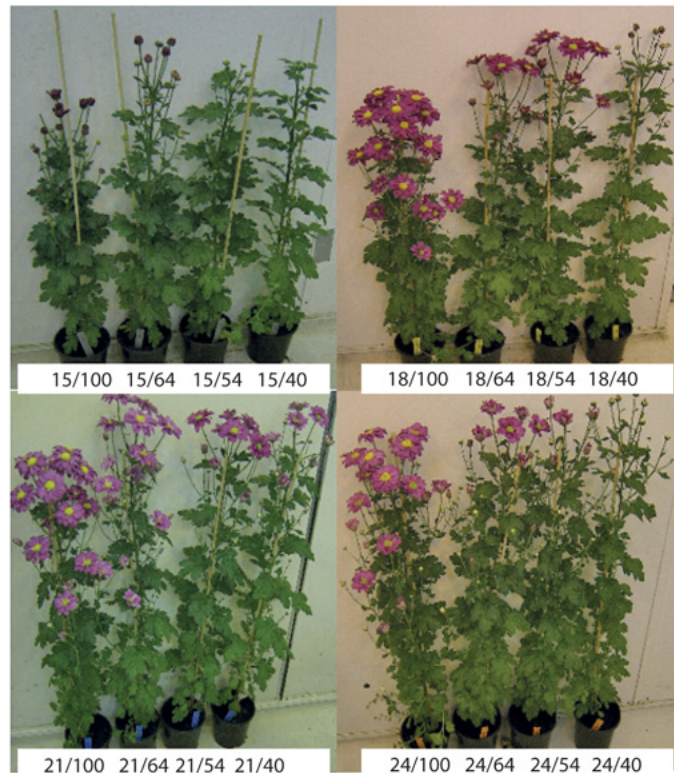



**Figure 13.33.** Observations sur la croissance et la floraison du chrysanthème pour différentes combinaisons température-lumière.

L'augmentation de la lumière déclenche une floraison apicale plus précoce et diminue le développement. Le puits des fleurs est plus fort. (photos de E. Heuvelink, U. de Wageningen).

## Visualisation 3D des plantes simulées par le logiciel GreenScilab

La simulation de la croissance du chrysanthème et la visualisation de son architecture en fonction des paramètres climatiques est finalement réalisée par le logiciel GreenScilab. À chaque combinaison de valeurs température-lumière correspond un lot de paramètres qui contrôle le développement et la croissance de la plante. Les résultats visuels de la simulation sont proches des photographies des plantes soumise aux traitements correspondants (figure 13.33).

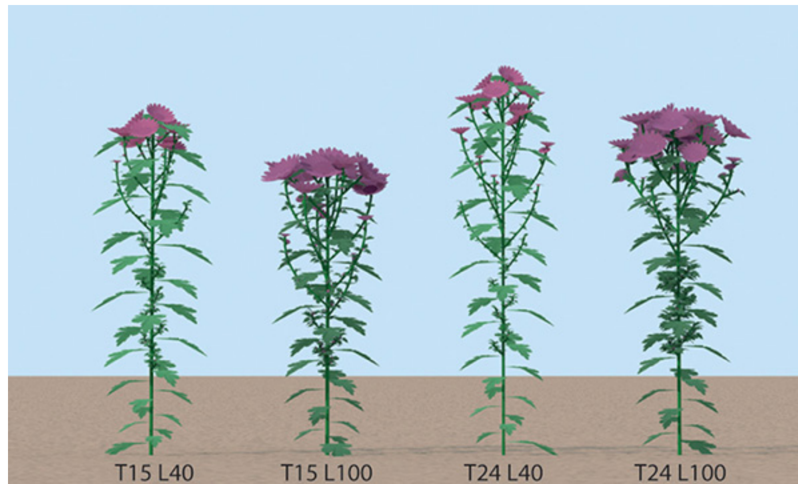



**Figure 13.34.** Simulations et observations de chrysanthèmes cultivés dans différentes combinaisons climatiques de température et de lumière (logiciel GreenScilab, Kang *et al.*, 2005, 2006).

### Conclusion sur la croissance du chrysanthème

Pour des valeurs stabilisées de la température et de la lumière (TL), les paramètres du développement et de la croissance du chrysanthème sont des constantes. Ces constantes peuvent prendre des valeurs différentes si on fait varier les conditions climatiques TL de la culture sans que cela change la formulation du modèle. On obtient les valeurs des paramètres sur un jeu de combinaisons TL sur le bord d'une grille qui constitue un apprentissage, en optimisant une fonction de type forme quadratique. Celle-ci prédit par interpolation la valeur des paramètres pour d'autres combinaisons TL à l'intérieur de la grille. Cette fonction s'est révélée efficace pour donner une bonne prévision de la croissance et de l'architecture de la plante en fonction de la température et de la lumière, ce qui valide le modèle. Une alternative à cette méthode d'interpolation basée sur le modèle, est celle des réseaux de neurones, basée sur un apprentissage numérique basé sur les données et qui est évoquée chapitre 14.

## ⏩ Valeur prédictive par le modèle GreenLab par rapport à des modèles de culture PBM, cas de la production de la betterave

Cette étude a été conduite par Charlotte Baey. Plusieurs modèles de culture de plantes ont été développés depuis les années 1970, chacun avec ses propres spécificités et ses propres objectifs. Ils n'ont pas tous les mêmes échelles de modélisation et de prise en compte de la plante, et peuvent intégrer un nombre variable de mécanismes physiologiques. Ces différents niveaux de complexité impliquent en général une augmentation du nombre de paramètres à estimer, et de la variance des modèles. Or, lorsqu'un modèle est utilisé comme outil prédictif, il se doit d'être le plus robuste possible, pour pouvoir en particulier s'adapter à des situations différentes de celles dans laquelle il a été calibré.

Une étude comparative des capacités prédictives de cinq modèles de croissance de plante pour la betterave sucrière a été réalisée. Les modèles concernés sont Ceres (Jones, Kiniry, 1986), Stics (Brisson, 1998), Pilote (Mailhol, 1996, 2011), LNAS (Baey *et al.*, 2014) et GreenLab. Ce travail fait suite aux travaux de thèse de Sébastien Lemaire (2010).

Dans les PBM (*Process based model*) Ceres et Pilote, le LAI (indice foliaire) évolue de façon empirique, indépendamment de la biomasse créée et disponible, et un indice de récolte permet de répartir la biomasse produite entre feuilles et racines à la fin de la période de croissance. Dans les modèles LNAS et GreenLab, la répartition de la biomasse se fait de manière dynamique tout au long de la période de croissance de la plante, à l'aide de fonctions d'allocations de biomasse. La différence entre ces deux modèles réside dans l'échelle de modélisation, qui se fait au niveau de l'organe individuel dans GreenLab et au niveau du compartiment d'organes dans LNAS. L'approche utilisée dans Stics peut être vue comme un intermédiaire entre les deux précédentes, car elle est basée

sur une évolution empirique du LAI couplée à un mécanisme de type sources-puits induisant une rétroaction de l'allocation par un indice de stress trophique.

Tableau 13.12. Différences entre les cinq modèles.

| | **Échelles de modélisation** | |
|---|---|---|
| | **Compartiment** | **Organe** |
| Répartition empirique | Pilote | Ceres |
| Allocation de biomasse | Stics<br>LNAS | GreenLab |

Afin de pouvoir comparer les capacités prédictives de ces modèles, nous avons procédé en deux étapes. Dans un premier temps, une analyse de sensibilité a été conduite sur chaque modèle afin d'identifier les paramètres les plus influents, qui ont été estimés sur un premier jeu de données d'apprentissage. Puis, les capacités prédictives des cinq modèles ont été comparées sur un jeu de données indépendant à l'aide de différents critères d'évaluation.

## Modèles

Le modèle Pilote vient d'être présenté, le modèle GreenLab a été présenté au chapitre 5. Nous décrivons ici brièvement les 3 autres modèles qui ont été comparés.

Ils reposent tous sur la même équation de production de biomasse de Monteith et basé sur la loi de Beer-Lambert, mais diffèrent dans la façon dont ils prennent en compte l'indice de surface foliaire.

Le modèle LNAS considère les compartiments d'organes, ce qui, dans le cas de la betterave, nous donne le compartiment foliaire et le compartiment racinaire. L'allocation et la sénescence sont modélisées par l'intermédiaire de lois log-normales (d'où le nom du modèle, *Log Normal Allocation and Senescence*) selon :

$$q_l(t) = q_l(t-1) + \gamma(t-1)\cdot q(t-1)$$

$$q_r(t) = q_r(t-1) + (1-\gamma(t-1))\cdot q(t-1)$$

où $q_l$ et $q_r$ désignent respectivement la masse totale des feuilles (vertes et sénescentes) et des racines. La fonction γ s'obtient par transformation affine de la fonction de répartition $G_a$ d'une loi log-normale : $\gamma(t) = \gamma_0 + (\gamma_f - \gamma_0) \cdot G_a(t)$ où $\gamma_0$ et $\gamma_f$ correspondent respectivement à la proportion initiale et finale de biomasse allouée aux feuilles (figure 13.35).

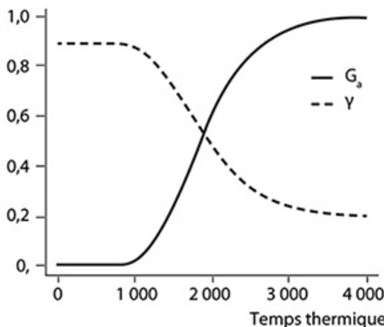



**Figure 13.35.** Fonction d'allocation du modèle LNAS et fonction de répartition de la loi log-normale, avec une proportion initiale de biomasse allouée aux feuilles de 0,9 et finale de 0,2.

La proportion de biomasse de feuilles vertes s'obtient également à l'aide d'une loi log-normale, à partir de la biomasse foliaire totale de la façon suivante : $q_g(t) = (1 - G_s(\tau(t) - \tau_{sen})) \cdot q_l(t)$, où $\tau_{sen}$ est le temps thermique de début de sénescence et $\tau(t)$ le temps thermique au temps $t$.

L'indice de surface foliaire s'obtient ensuite à partir de la biomasse de feuilles vertes en divisant par la masse surfacique correspondante.

Dans le modèle Ceres, la production de biomasse se fait à l'échelle du mètre carré comme dans les PBMs, mais la construction de l'indice foliaire se fait à partir des surfaces de feuilles de la plante individuelle. Plus précisément,

le LAI est obtenu comme la somme des surfaces de toutes les feuilles de la plante, multipliée par la densité de plantation *d*.

La surface de la feuille de rang *k* se déduit de la surface maximale qu'elle peut atteindre au cours de sa croissance, en supposant une croissance linéaire de la feuille jusqu'à la fin de son expansion, la feuille gardant alors cette surface maximale jusqu'à la fin de sa durée de vie (figure 13.36).

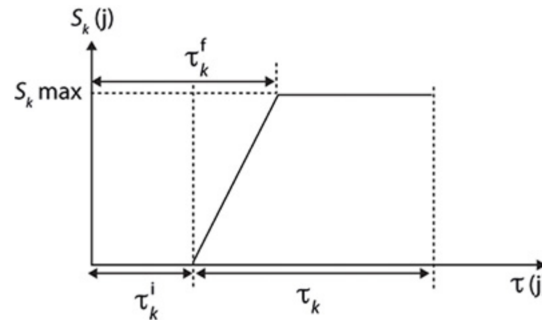



**Figure 13.36.** Évolution de la surface foliaire de la feuille de rang k, en fonction du temps thermique $\tau(t)$.

La feuille est initiée au temps thermique $\tau_k^i$, finit son expansion au temps thermique $\tau_k^f$ et sa durée de vie en temps thermique est de $\tau_k$

Le modèle Stics est plus complexe que les précédents. Il est organisé en plusieurs modules, eux-mêmes composés de sous-modules, chacun d'entre eux s'intéressant à l'un des processus spécifiques impliqués dans la croissance de la plante. Il est déjà largement utilisé pour une grande variété de cultures (tomate, maïs, vigne, blé, betterave sucrière… Dans la formulation initiale du modèle Stics, la production de biomasse dépend quadratiquement de la quantité de radiation interceptée, et non pas linéairement comme dans l'équation du modèle LNAS, avec l'introduction d'un coefficient de saturation. De plus, l'efficience de conversion RUE n'est pas considérée comme constante et varie en fonction du stade de développement de la plante.

L'objectif de notre étude étant de comparer les modèles sur leur capacité de prendre en compte et sur leur stratégie de répartition de la biomasse, il nous a paru nécessaire d'adopter pour Stics la même formulation pour la production de biomasse que pour les autres modèles, afin d'éviter l'introduction d'un possible biais de confusion dans l'étude comparative.

L'indice de surface foliaire varie empiriquement selon trois phases : une première phase de croissance, une deuxième phase de stabilité, puis une dernière phase de sénescence où le LAI décroît linéairement. La deuxième phase de stabilité n'existe cependant que chez les plantes à croissance indéterminée. Il est également modulé par un indice de stress trophique, introduit à l'origine dans le modèle pour les plantes à croissance indéterminée, pour lesquelles la compétition trophique entre feuilles et organes récoltés est un élément moteur de la croissance de la plante. La betterave, en tant que plante bisannuelle, appartient à la catégorie des plantes à croissance déterminée, mais par son mode de culture elle est considérée dans le modèle Stics comme une plante à croissance indéterminée.

Lors de la première phase, la croissance du LAI suit une courbe logistique, depuis la levée jusqu'à sa valeur maximum. Le point d'inflexion de la courbe marque la fin de la phase juvénile de croissance et le début d'une accélération de la croissance foliaire.

Dans Stics, la croissance des organes récoltés, aussi appelés « fruits », dépend du ratio entre la force de puits de ces organes, et la demande totale de la plante. Dans le cas de la betterave, qui est cultivée sur la première moitié de son cycle de vie, les organes fruits se réduisent au pivot de la racine.

## Calibration

Afin d'augmenter la robustesse des modèles, on cherche à identifier le meilleur sous-ensemble de paramètres à estimer, les autres pouvant être considérés comme constants. Pour cela, on procède en deux étapes :

– les paramètres sont ordonnés selon leur influence sur la variance du modèle, obtenue par une analyse de sensibilité ;

– une fois l'ordre des paramètres déterminé, les critères AIC (Hirotugu Akaike, 1973) et BIC (Gideon, 1978) sont utilisés pour sélectionner le nombre de paramètres qui seront estimés. Les autres seront alors fixés à des valeurs nominales, provenant de la littérature ou d'informations dont on dispose *a priori*.

Cette méthode a permis de diminuer de façon significative le nombre de paramètres à estimer ; en particulier pour le modèle Stics, pour lequel la calibration d'un seul paramètre sur les 15 initialement requis par le modèle, s'est avérée suffisante. Dans le cas du modèle GreenLab, deux modèles « concurrents » ressortent de façon quasi-équivalente de cette procédure, avec 4 ou 7 paramètres. Ils ont été comparés tous les deux par la suite.

## Prévision

Une fois les modèles calibrés sur un premier jeu de données d'apprentissage, leurs capacités prédictives ont été comparées sur un jeu de données test. Les critères utilisés pour évaluer la qualité de la prévision sont l'erreur quadratique moyenne de prédiction, ou sa racine carrée RMSEP, qui est le critère standard pour l'évaluation des capacités prédictives d'un modèle, et l'efficience de modélisation EF :

$$RMSEP = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\left(Y_i - \widehat{Y}_i\right)^2} \qquad EF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n}(Y_i - \widehat{Y}_i)^2}{\sum_{i=1}^{n}(Y_i - \overline{Y}_i)^2}$$

Où $Y_1, \ldots, Y_n$ sont les observations$\widehat{Y}_1, \ldots \widehat{Y}_n$ sont les prédictions et $\overline{Y}_i$ correspond à la moyenne des observations. Ce critère est compris entre –∞ et 1, et lorsque les prédictions du modèle sont moins bonnes que la moyenne sur l'échantillon, l'efficience devient négative. Un des avantages de l'EF sur le RMSEP réside dans l'absence d'unité associée, ce qui le rend plus facilement comparable pour des variables n'ayant pas les mêmes ordres de grandeurs.

Pour que les capacités prédictives des modèles puissent être comparées, il faut que les critères d'évaluation présentés soient définis sur les mêmes variables de sortie. Outre la production de biomasse, qui est calculée par chaque modèle, nous avons également comparé les modèles sur leurs capacités à prédire la masse racinaire, cette dernière étant d'un intérêt majeur pour la betterave sucrière.

Pour pouvoir comparer de façon objective les modèles sur la biomasse racinaire, les deux critères ci-dessus n'ont pas été utilisés pour Pilote et Ceres, car ces deux modèles n'ont pas vocation à fournir de prédiction dynamique pour cette variable, mais uniquement une prévision de rendement, valable à la récolte. Un troisième critère, l'erreur relative de prédiction du rendement a été calculée à la place.

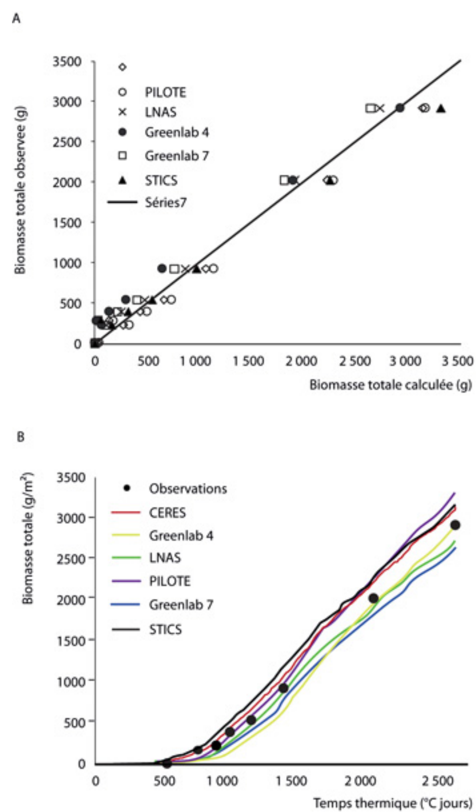



**Figure 13.37.** Prédiction de biomasse totale.

**a** : observations *versus* prédictions. **b** : évolutions de la biomasse totale produite en fonction du temps thermique. Les points correspondent aux observations et les lignes aux prédictions des différents modèles.

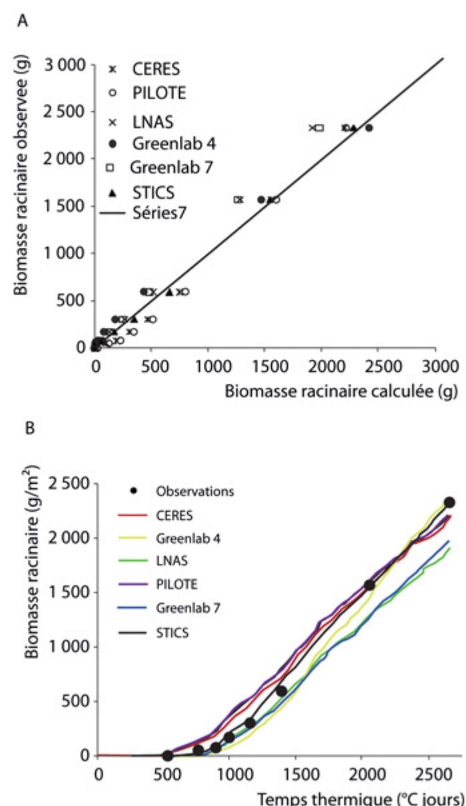



**Figure 13.38.** Prédiction de biomasse racinaire.

**a** : observations *versus* prédictions. **b** : évolutions de la biomasse racinaire produite en fonction du temps thermique. Les points correspondent aux observations et les lignes aux prédictions des différents modèles.

Les résultats sont visibles sur les figures 13.37 et 13.38. Le modèle ayant la plus petite erreur de prédiction est le modèle LNAS, même si tous les modèles fournissent globalement de bonnes prédictions, avec une erreur inférieure à 200 g/m², comme on peut le voir sur la figure 13.38. Cependant, les performances des modèles varient fortement au cours du temps.

Les modèles Pilote et Ceres sont meilleurs que les autres lors de la première phase de croissance, soit jusqu'à environ 1000 °C jours. Le temps d'initiation étant le même pour tous les modèles, cela signifie que la croissance de la plante se fait plus rapidement dans ces deux modèles, probablement à cause d'une croissance plus rapide de l'indice foliaire. À partir de 1000° C jours cependant, ils ont tendance à surestimer la biomasse totale, à cause d'une valeur élevée de la RUE. Le comportement des autres modèles est différent : malgré une initiation plus lente qui les conduit à sous-estimer la biomasse totale au début de la croissance, une forte RUE leur permet de compenser en partie cet effet. Pour Stics, il semblerait cependant que l'efficience soit trop élevée car le modèle surestime largement la biomasse totale lors de la deuxième phase de croissance. Le modèle LNAS, qui possède la plus petite valeur de RUE parmi les cinq modèles, est celui qui parvient le mieux à estimer la biomasse totale, malgré une légère sous-estimation au moment de l'initiation. On observe cependant une sorte de léger « décrochage » à partir d'environ 1500° C jours, conduisant le modèle à sous-estimer la biomasse totale lors des deux dernières mesures.

Les performances des modèles sont meilleures pour la biomasse racinaire, sauf pour LNAS, suggérant que la masse des feuilles doit être moins bien estimée que celle de la racine. À titre d'illustration, nous avons tracé pour Pilote et Ceres la part de biomasse qui serait allouée aux racines, si l'on appliquait tout au long de la croissance de la plante l'indice de récolte empirique HI. Les deux modèles remplissent correctement leur rôle en ce qui concerne la prédiction du rendement, avec une erreur relative de 5 %, ce qui est inférieur à celle du modèle LNAS, par exemple, et comparable aux résultats du modèle GreenLab4, mais avec une complexité moindre. Notons ici que la version de GreenLab à 4 paramètres est meilleure que celle à 7 paramètres, du fait de la forte RUE qui permet au modèle de « rattraper » son retard en fin de croissance. On peut toutefois se demander quelles auraient été ses

performances si l’on avait considéré une période plus longue, et que la récolte avait eu lieu quelques semaines plus tard. Il est probable que le modèle eut alors surestimé la masse racinaire.

Le modèle LNAS sous-estime largement la masse racinaire à partir de 1500°C jour, ce qui correspond parallèlement à une surestimation de la masse foliaire. Le modèle Stics fournit d’excellents résultats pour la masse racinaire, avec une erreur de prédiction de seulement 39,5 g/m², soit environ deux fois moins que la version de GreenLab à 4 paramètres, et plus de quatre fois moins que le GreenLab à 7 paramètres et que le modèle LNAS. Il est également le seul, avec le modèle GreenLab à 4 paramètres, à fournir des estimations non biaisées pour la masse racinaire.

Sur cet échantillon test, le modèle GreenLab à quatre paramètres donne de meilleures prédictions pour la masse sèche racinaire, mais est moins bon que la version à sept paramètres sur la masse totale, même si la différence est assez faible entre les deux modèles. Sur le modèle à 4 paramètres, l’efficience de conversion a été estimée à 5,93 g/MJ, ce qui est assez élevé pour la betterave, dont les valeurs de référence trouvées dans la littérature dépassent rarement 4 g/MJ. De ce fait, la pente de production de biomasse, et par conséquent également celle de la masse racinaire, sont plus élevées que celles des autres modèles.

**Tableau 13.13.** Critères de comparaison de modèles sur la biomasse totale et la biomasse racinaire.

| Modèle | Masse totale | | Masse racinaire | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | RMSEP | EF | RMSEP | EF | Erp |
| GreenLab 4 | 180,56 | 0,965 | 91,8 | 0,987 | 3,70 % |
| GreenLab 7 | 166,61 | 0,97 | 169,34 | 0,955 | 14,91 % |
| LNAS | 110,85 | 0,987 | 180,5 | 0,949 | 17,66 % |
| Ceres | 127,02 | 0,983 | - | - | 5,70 % |
| Pilote | 170,51 | 0,969 | - | - | 5,02 % |
| Stics | 168,87 | 0,97 | 39,5 | 0,998 | 1,92 % |

Les modèles avec répartition empirique de la biomasse à l’aide de l’indice de récolte HI sont globalement corrects pour la prédiction de rendement. Cependant, cet indice de récolte a été calculé sur l’échantillon d’apprentissage, et s’est avéré plus faible que celui que l’on peut trouver dans la littérature, et également plus faible que celui calculé sur les données tests, suggérant que ce paramètre n’est pas très robuste. Plusieurs auteurs suggèrent en effet que la répartition de la biomasse entre les différents compartiments d’organes varie en fonction des conditions environnementales et des traitements (engrais) utilisés. Les performances de ces modèles sur la prédiction du rendement peuvent donc être affectées en cas de mauvaise estimation de l’indice de récolte.

En revanche, leurs performances sur la masse sèche totale sont comparables à celles des autres modèles. Si ces modèles s’avèrent corrects en conditions non limitantes et sur les variables étudiées ici, ils peuvent toutefois s’avérer limités si l’on s’intéresse par exemple à l’évolution du profil foliaire, ou plus généralement à des variables résultant de l’interaction entre la structure et le fonctionnement de la plante, qui sont par contre accessibles par les modèles de type structure-fonction.

## Conclusion sur la compatibilité du modèle GreenLab et les modèles de cultures

Cette étude montre la bonne compatibilité entre le modèle structure-fonction GreenLab et les modèles de culture classiques (PBM). Cela revient pour GreenLab à n’utiliser que les compartiments. Les fortes densités disponibles impliquées, font que la surface de production $Sp$ du modèle est la surface disponible par plante ($Sd$ = 1/densité). On se retrouve donc avec une bonne approximation dans le contexte de la loi de Beer-Lambert. Le modèle GreenLab se comporte comme « une projection » des modèles de culture (ou PBM) et il est normal qu’il donne des résultats comparables. En restant à ce niveau il n’apporte rien de plus. L’intérêt du modèle est de donner des informations plus en profondeur sur le fonctionnement de la culture, tout en restant dans le même cadre agronomique. Dans un suivi de croissance classique avec un PBM les mesures sur les compartiments de la plante sont des données ponctuelles. Dans un FSPM, les séries organiques fournissent en plus une mémoire des processus de croissance. Idéalement une seule plante fournit à elle seule tout l’historique de son développement et de sa croissance. L’optimisation des relations sources-puits qui joue essentiellement sur l’indice de récolte dans le but d’augmenter les rendements est certainement une nouvelle voie qui mérite d’être explorée et ses liens avec la génétique renforcée.

## ⏩ Passage de l’arbre isolé au peuplement forestier

Les arbres ont le plus souvent un développement rythmique et une structure complexe qui évoluent selon un modèle architectural qui souvent réitère. De plus, les périodes d’exploitation se comptent en dizaines d’années et les surfaces des parcelles sont au niveau de l’hectare. Il y a ainsi chez les arbres par rapport aux herbacées un double changement d’échelle dans l’espace et dans le temps qui rend les répétitions agronomiques beaucoup plus laborieuses à réaliser. Cela augmente l’intérêt de la simulation qui permet de diminuer la part des expérimentations dans les scénarios sylvicoles. Une caractéristique du développement des arbres est la part stochastique du fonctionnement des méristèmes dont les avortements agissent fortement sur la demande et induisent les élagages naturels des branches. Une autre caractéristique est la croissance secondaire qui produit la plus grande part de la biomasse accumulée sur l’arbre. Les données sont difficilement accessibles, et seules les parcelles mono-spécifiques et équiennes permettent d’aborder la modélisation dans les meilleures conditions, grâce aux répétitions individuelles. Il faut distinguer l’approche développement basée sur des mesures dendrométriques de longueur (hauteurs, diamètres), de volume de houppier caractéristiques des modèles empiriques forestiers (EFM), de l’approche croissance qui prend en compte la biomasse fabriquée et sa répartition dans la structure de l’arbre et qui n’en est qu’à ses débuts dans les FSPMs tels que Lignum (Perttunen et al., 1996, 1998). En effet, la prise en compte des relations sources-puits augmente significativement le degré de complexité de la modélisation. Dans le cas du système GreenLab, la méthode de mesure basée sur l’échantillonnage a déjà montré qu’elle est applicable pour modéliser le développement d’arbres adultes (orme du Japon, chapitre 3) et potentiellement applicable pour modéliser la croissance d’arbres adultes (érable à sucre, chapitre 12).

### Simulation d’un peuplement mono-spécifique à partir des données dendrométriques et architecturales relevées sur les individus

Cette approche qui nécessite de ne prendre en considération que le développement de l’architecture est la plus simple et peut souvent être suffisante compte tenu des objectifs fixés. L’analyse architecturale permet, dans un premier temps, de définir l’unité architecturale avec ses types d’axes et dans un deuxième temps de modéliser le fonctionnement stochastique des méristèmes (analyse des cimes, chapitre 11). À ce stade sont définis les paramètres de Bernoulli, les rapports de rythme et les viabilités pour les différents âges physiologiques, etc. Parallèlement des prises de mesures sur les axes (longueurs, diamètres des entrenœuds, surface des feuilles, mesures des angles de branchements, de phyllotaxie…) permettent de connaître les dimensions des organes selon leurs positions sur les axes. Toutefois les paramètres calculés sont complètement liés à la densité considérée et ne peuvent être utilisés dans d’autres situations sans précaution. La définition d’un axe de référence (chapitre 3) permet alors d’interpoler et de compléter les valeurs des paramètres obtenus à différents stades du développement de l’architecture. Le logiciel AmapSim peut ensuite simuler l’architecture de l’arbre dans les limites de la période observée.

L’étude sur des clones d’eucalyptus à différents stades de développement, effectuée par Thierry Coudurier sur des plantations au Congo a permis de calculer les paramètres du fonctionnement des méristèmes et de relever les données dendrométriques (longueur, diamètre des entrenœuds) sur l’architecture des arbres mesurés. Ces mesures sont associées à des densités déterminées. La simulation peut restituer l’architecture de l’arbre dans son aspect stochastique et on représente le peuplement en image de synthèse sous la densité associée (figure 13.39, Coudurier T. *et al*., 1993).



**Figure 13.39.** Représentation 3D d'une plantation d'eucalyptus.

Tous les arbres sont différents et proviennent de la simulation du fonctionnement stochastique des méristèmes. Les hauteurs des tiges et les volumes des houppiers sont restitués (logiciel AmapSim).

## Simulation et visualisation des modèles empiriques forestiers : exemple du modèle pin noir (PNN)

Les modèles empiriques forestiers (EFMs) sont très utilisés pour estimer et prédire la production de bois d'un peuplement. Dans une région et pour une espèce donnée d'arbre, des tables de croissance en hauteur et en diamètre des troncs et des houppiers sont relevées pour différentes densités et différents scénarios sylvicoles (élagages, éclaircies), ce qui donne accès à l'estimation de la production de bois. Les mesures effectuées dans le cadre des EFMs sont trop sommaires pour pouvoir restituer l'architecture de l'arbre. Elles n'intègrent pas explicitement la notion d'unité de croissance. Cependant un besoin est apparu de pouvoir visualiser les plantations simulées, dans un souci de communication avec les diverses organisations engagées dans l'écologie et la protection de l'environnement. Une étude architecturale supplémentaire peut alors compléter les données dendrométriques de base relevées. Elle concerne la phyllotaxie, la structure des unités de croissance, la ramification. L'arbre simulé en 3D devient alors réaliste, tout en contenant implicitement les données dendrométriques (hauteur, diamètre du tronc, volume du houppier) des tables de productions. On peut alors visualiser le peuplement engendré par un *EFM* de façon réaliste.

Un tel travail a été effectué par Lu Feng (2012) qui a couplé le modèle GreenLab au modèle empirique EFM du pin noir (PNN, Feng *et al*., 2012) développé par Philippe Dreyfus (1993).

Ce dernier modèle comporte une base de données importante de placettes forestières qui ont subi des scénarios sylvicoles variés. Les données principales enregistrées sont :

– la croissance annuelle en hauteur et en diamètre du tronc ;
– la dimension du houppier en longueur et en largeur (qui intègre la mortalité des branches) ;
– le nombre variable de branches par verticilles sur le tronc.

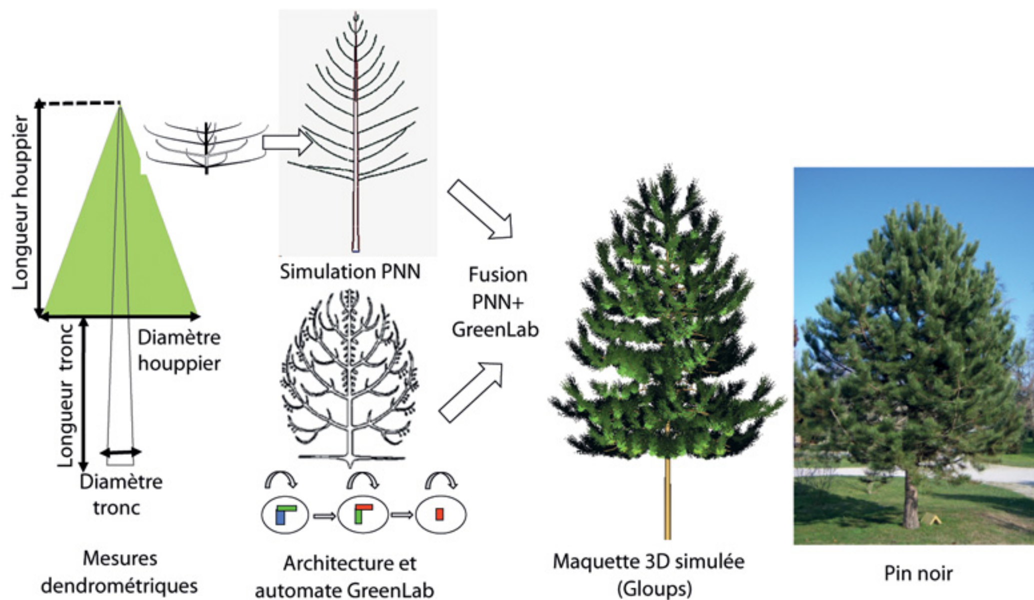



**Figure 13.40.** Couplage du modèle dendrométrique du pin noir (PNN, Dreyfus, 1993).

Il fournit les dimensions de l'arbre avec un modèle botanique (GreenLab) en simulant le détail du modèle architectural avec un automate botanique. L'architecture de l'arbre est restituée à la fois en détail et en volume (logiciel Gloups, en Java, Lu Feng).

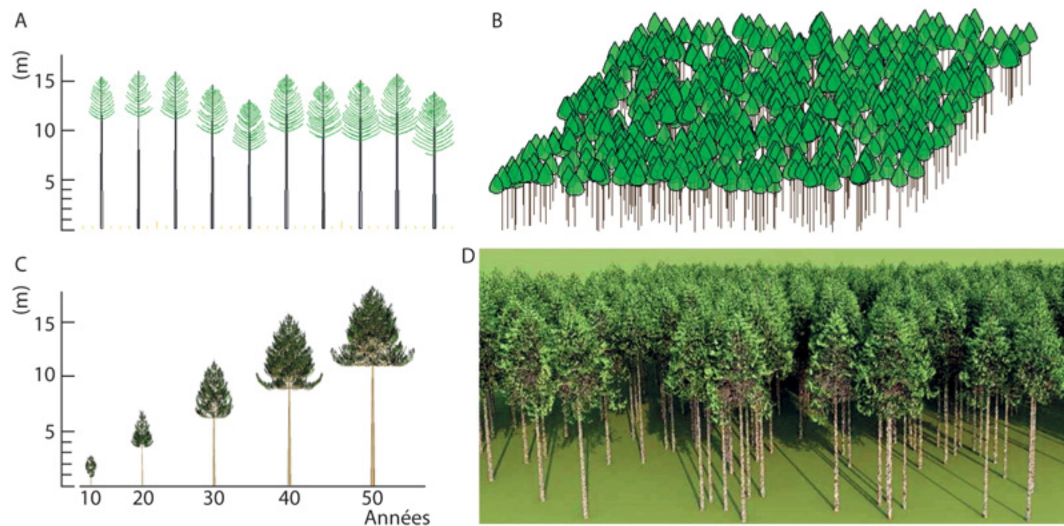



**Figure 13.41.** Simulation d'une placette de pin noir à 50 ans par le logiciel Capsis (Cirad) d'après le modèle PNN (Dreyfus, 1993).

**a** : La variabilité individuelle est restituée. **b** : la placette est reconstituée. **c** : la croissance de l'arbre est simulée en 3D par l'implémentation de GreenLab dans l'éditeur Xplo (chapitre 15). **d** : visualisation de la placette par image de synthèse dans la plateforme Simeo (chapitre 16).

Par ailleurs, le pin noir a fait l'objet d'une étude architecturale précise au laboratoire Amap (Yves Caraglio), ce qui permet de préciser le fonctionnement de l'automate botanique en ce qui concerne le développement et les paramètres géométriques. La fusion des deux approches permet de simuler l'architecture de l'arbre. Pour chaque scenario sylvicole l'automate de GreenLab est modifié de façon à restituer l'architecture de l'arbre individuel dans ses bonnes dimensions (figure 13.40). Avec le logiciel Simeo (Francois de Coligny, S. Griffon, Amap-Cirad) les arbres sont plantés à la bonne densité et la parcelle est visualisée en image de synthèse à n'importe quel stade de développement (figure 13.41).

Dans ce type de simulation, il n'y a pas d'interaction spatiale entre individus pendant la croissance, mais seulement restitution de l'architecture par le modèle à partir des mesures individuelles de type dendrométrique effectuées sur

des placettes de densité connues. La biomasse n'est pas prise en compte.

## Simulation de la croissance d'un peuplement forestier basé sur les interactions spatiales

Chez les herbacées, la croissance est définie (une saison), et c'est la densité *d* qui contingente la croissance de la plante dans la surface disponible *Sd* laissée par ses voisines et qui est (théoriquement) proche de la surface de production *Sp*. Si la production de biomasse par plante est proportionnelle à *Sd* dès que l'indice foliaire est fort (> 3), la densité a peu d'effet sur la répartition de celle-ci et sur le développement (le maïs). En conséquence elle modifie les volumes des organes qui diminuent quand elle augmente. Des études utilisant le modèle GreenLab pour étudier l'effet de la densité ont mis en évidence son influence sur le tallage du blé (Feng *et al*., 2013), ou l'avortement des fruits chez la tomate (Kang *et al*., 2011). Néanmoins, on peut considérer en première approximation que l'architecture de la plante n'est pas touchée dans son développement.

Chez les plantes ligneuses, la croissance est indéfinie et se compte en dizaines d'années chez les arbres. Elle a deux composantes : une primaire (les organes entrenœuds), une secondaire (les cernes). C'est le développement qui est le plus touché par la densité, à cause des modifications qu'elle provoque dans le fonctionnement des méristèmes. Cela se reporte essentiellement sur la taille des unités de croissance, leur potentiel de ramification et l'avortement des méristèmes terminaux selon les âges physiologiques. La mortalité des branches est une composante majeure du développement qui façonne l'architecture par un élagage continu. La surface de production *Sp* n'est pas constante. Elle évolue selon une courbe en U (chapitre 12, érable), que l'on peut déterminer par méthode inverse à partir d'un suivi de croissance. Dans le cas des arbres, l'acquisition des données est difficile. Néanmoins, les grands arbres étudiés (l'orme du Japon, l'érable à sucre du Canada), montrent que l'automate botanique peut être renseigné à partir des mesures sur les cimes et les séries organiques prélevées par un échantillonnage ciblé, basé sur les connaissances architecturales de la botanique. Il semblerait donc possible de calibrer le fonctionnement de l'automate botanique au cours de la croissance d'un arbre dont la complexité architecturale reste raisonnable, dans des conditions environnementales stabilisées.

Ici, le but visé est de montrer qu'il est possible de simuler précisément la croissance d'un peuplement forestier, d'un point de vue prospectif, en se basant sur les connaissances acquises dans les chapitres précédents. Pour simplifier, on suppose que le peuplement est mono-spécifique et équienne (les arbres ont été plantés à la même date) et que la surface disponible par arbre n'évolue pas. Elle résulte du maillage engendré par les positions des individus dans la plantation. La notion principale utilisée est la structure potentielle (chapitre 4). À un âge donné, chaque individu n'en explore qu'une partie, à cause des ratées dans le développement (ramification, mortalité, etc.) qui produisent une structure simulée qui est une troncature de la structure potentielle.

Il existe plusieurs points de vue pour aborder le problème :

– un premier modèle de type simulation géométrique spatialisé avec AmapHydro (Frédéric Blaise) qui gère les interactions locales de type compétition spatiale. Le houppier d'un arbre est tronqué au contact des houppiers des arbres voisins.

– un deuxième modèle de type procédural avec GreenLab qui gère globalement les interactions croissance développement compte tenu de la surface disponible *Sd* pour chaque arbre, ce qui limite le volume du houppier (logiciels Digiplante, Gloups, QingYuan).

– les deux modèles peuvent être combinés (logiciel QingYuan).

### Le modèle de croissance AmapHydro et la simulation du peuplement

Ce modèle a joué un rôle pionnier. Ses fonctionnalités sont restreintes. Le logiciel AmapHydro développé par Frédéric Blaise (De Reffye *et al*., 1995) façonne l'enveloppe des houppiers en fonction des contacts entre arbres voisins. Lorsque deux méristèmes apicaux de branches, appartenant à un même arbre ou à des arbres voisins se trouvent en voisinage dans un cube repéré dans l'espace et désigné sous le nom de « voxel » (figure 13.42), on peut décider de leurs avortements, ce qui entraine la mort des axes respectifs. Le volume du voxel a évidemment une importance sur l'intensité de l'interaction. S'il est trop petit les collisions se feront rares et inversement. En utilisant ce système, pendant la croissance de l'arbre, la compétition spatiale entre les branches d'un même arbre ou celles des arbres voisins au niveau des voxels va produire des élagages réalistes. C'est une adaptation du model de Ken Mitchell sur Douglas (Mitchell, 1975) qui tronquent les enveloppes de houppiers en contact, ce qui réduit d'autant les cernes du tronc en aval (chapitre 8). Mais ici on descend à l'échelle du phytomère dans l'architecture. La taille des houppiers va évidemment diminuer avec la densité de plantation ce qui va automatiquement modifier

la croissance secondaire. Notons que les houppiers explorent l'espace disponible et sont donc asymétriques par nature.

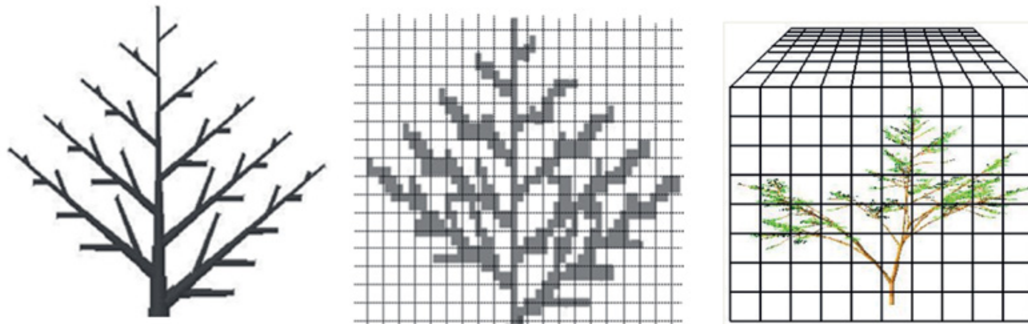


**Figure 13.42.** Plantes mises dans un espace voxel (logiciel AmapHydro).

Dans le modèle AmapHydro le développement architectural est très simple. Il n'est pas stochastique, l'unité de croissance est réduite à l'entrenœud. La photosynthèse est proportionnelle au nombre de feuilles fonctionnelles. Cette simplification reste acceptable pour décrire des architectures à ramification monopodiale comme celles des conifères (épicéas, pins) et pour le but exploratoire visé elle est suffisante. On simule la croissance d'un bosquet pour visualiser la compétition spatiale et ses conséquences sur la croissance secondaire (figure 13.43). Le résultat est qualitativement réaliste. L'arbre isolé ne s'élague pas et l'arbre serré entre ses voisins a un petit houppier haut perché. Les arbres en périphérie du bosquet ont un élagage asymétrique.

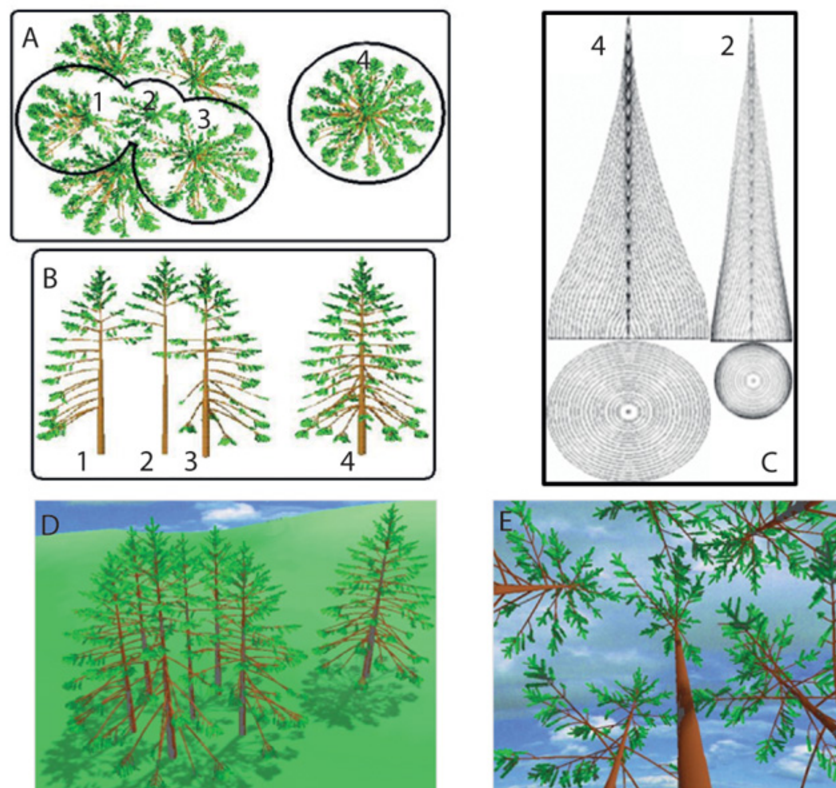



**Figure 13.43.** Simulation d'un bosquet d'épicéas.

Compétition spatiale pendant la croissance et conséquences sur les dimensions des houppiers et des empilements de cernes. **a** (vue de dessus), **b** (vue de profil) : bosquet de 5 arbres et arbre isolé. L'arbre 2 subit une forte compétition tous azimuts. Le houppier est fortement élagué et quasi symétrique, le diamètre du tronc à la base est mince. L'arbre 4 est isolé, il est symétrique et non élagué. Le tronc a un fort diamètre à la base. Les arbres 1 et 3 sont périphériques et donc asymétriques car il n'y a pas de compétition pour les branches externes au bosquet. **c** : empilements des cernes des arbres 2 et 4. **d** et **e** : visualisation 3D externe et interne au bosquet.

La simulation de placettes pour calculer le volume de bois produit en fonction de la densité de plantation devient possible (figure 13.44) et des scenarios sylvicoles incluant des éclaircies peuvent entre mis en œuvre (figure 13.45).

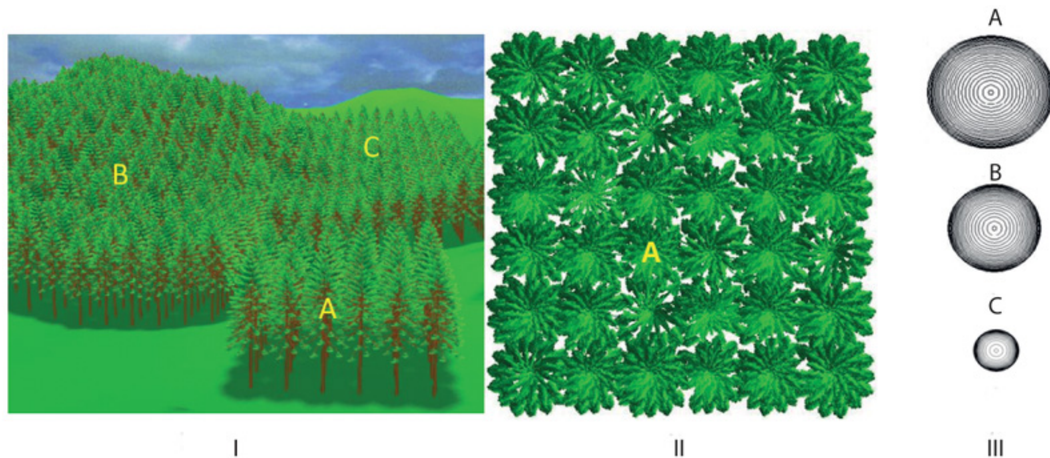



Figure 13.44. Plantation d'épicéas avec les densités **a** 625, **b** 1600 et **c** 10000 arbres par hectare.

**(I)** : vue 3D des plantations. **(II)** : vue de dessus de la densité (a) montrant la compétition. **(III)** : diamètres à la base des troncs des 3 densités.

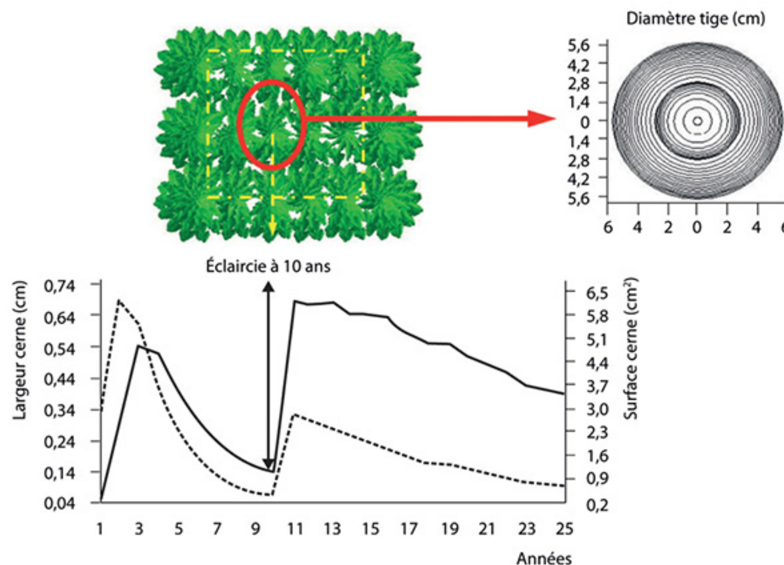



**Figure 13.45.** Scénario sylvicole sur une placette d'épicéas de densité 625 arbres/ha, vue de dessus.

La plantation a 25 ans. À 10 ans une éclaircie a supprimé une rangée sur deux. En conséquence, les houppiers envahissent la zone libérée et reprennent du volume. L'effet de l'éclaircie est nettement visible sur les empilements de cernes.

Ce mode de simulation est évidemment lourd en temps de calcul et en mémoire et le système trouve vite ses limites.

### Modèle de croissance GreenLab et simulation du peuplement

Dans les chapitres précédents, la surface de production *Sp* dans l'équation de GreenLab joue clairement le rôle d'un paramètre qui insère la plante dans son environnement de compétition spatiale. Quand l'indice foliaire est suffisant, c'est la surface disponible (*Sd*) au sol par plante dans le cas des cultures herbacées à haute densité ($Sd = 1/d$) qui limite la photosynthèse. C'est encore la surface de projection au sol du houppier pendant la croissance de l'arbre (chapitre 12, érable). Celle-ci évolue selon une courbe en U mais qui est bornée par la surface

disponible *Sd* par arbre (compte tenu de ses voisins) et qui résulte localement du maillage engendré par les positions des individus dans la plantation. Les expériences agronomiques du chapitre précèdent constitue une validation de ce système.

Pour simplifier et sans modifier qualitativement le résultat final, on fixe la valeur de *Sp* directement à sa valeur finale *Sd*. On peut dès lors considérer une plantation comme un ensemble de plantes insérées dans des *Sd* individuels qui forment un maillage, dont l'extrusion forme des tubes qui contingentent l'architecture des arbres dans leurs volumes respectifs. Cette valeur de *Sd* peut être estimée en fonction des plus proches voisins par une tessellation de type Delaunay qui pave le plan par des polygones selon un algorithme qui délimite les contours autour de la base des arbres en fonction de leurs voisins.

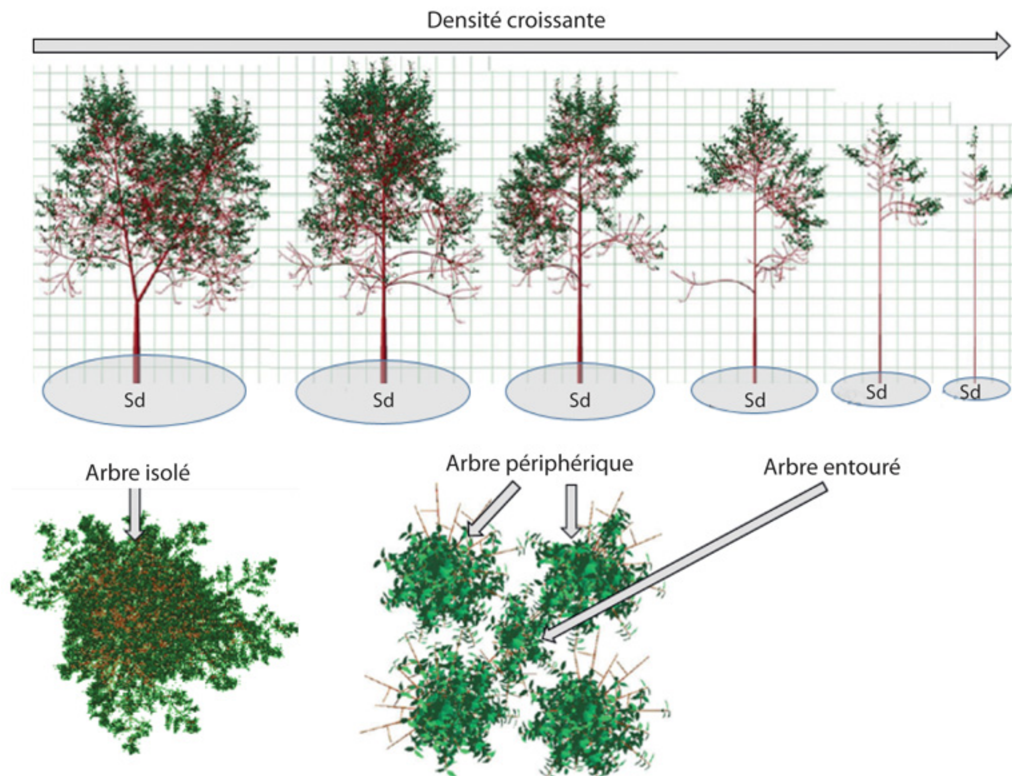



**Figure 13.46.** Croissance et architecture d'arbres en fonction de la densité.

L'arbre isolé réitère. Mis en bosquet, les intersections de ses couronnes projetées définissent des *Sd* individuelles qui conditionnent et limitent la croissance de l'arbre. L'arbre serré par ses voisins a un houppier réduit à cause d'une augmentation de la mortalité des branches (logiciel Digiplante ECP).

On utilise ici pleinement les résultats du chapitre 9 qui confèrent au développement une grande plasticité liée au rapport offre/demande (*Q/D*), qui porte en particulier sur la ramification et la mortalité des axes. L'avortement des bourgeons n'est pas provoqué par une proximité entre bourgeons voisins, mais par la limitation du développement d'un axe qui dépend du rapport *Q/D* à sa création, ce qui détermine son élagage (chapitre 9, selon le mode GL3 de GreenLab défini dans la thèse d'Amélie Mathieu, 2006).

Le rapport *Q/D* en effet augmente en début de croissance, ce qui crée un effet de base. Puis, par le fait d'une saturation de la production de biomasse due à *Sd*, va se mettre à décroitre. Cela limite le développement des nouveaux axes, augmente l'élagage et le rapport *Q/D* finit par se stabiliser. Ainsi les houppiers tendent vers des limites dans leurs volumes disponibles respectifs. Selon le réglage de la mortalité des branches principales (axes 2) en fonction de *Q/D*, les projections des houppiers resteront plus ou moins contenues à l'intérieur de leurs *Sd* respectifs. Empiriquement il est facile d'obtenir des simulations réalistes.

Sur la figure 13.46, l'arbre isolé peut réitérer car à un fort *Sd* correspond de fortes valeurs de *Q/D* qui produisent des UC suffisamment développées sur le tronc pour déclencher la réitération. Au contraire l'arbre serré par ses

voisins avec un faible *Sd* dans le bosquet est associé à des faibles valeurs de *Q/D* ce qui limite la ramification et augmente la mortalité des branches. L'arbre ne réitère pas et son houppier est réduit. La mortalité des branches n'est plus le fait de contact d'un voisinage, mais de la limitation du développement engendrée par les valeurs de *Q/D* sous la dépendance de *Sp* pendant la croissance. Pour un résultat visuel équivalent à celui de la figure 13.43, la simulation est grandement accélérée car il n'y a pas à considérer la position des organes dans l'espace. Une différence toute fois apparaît par le fait que les houppiers restent symétriques, car la compétition est prise en compte globalement et non localement.

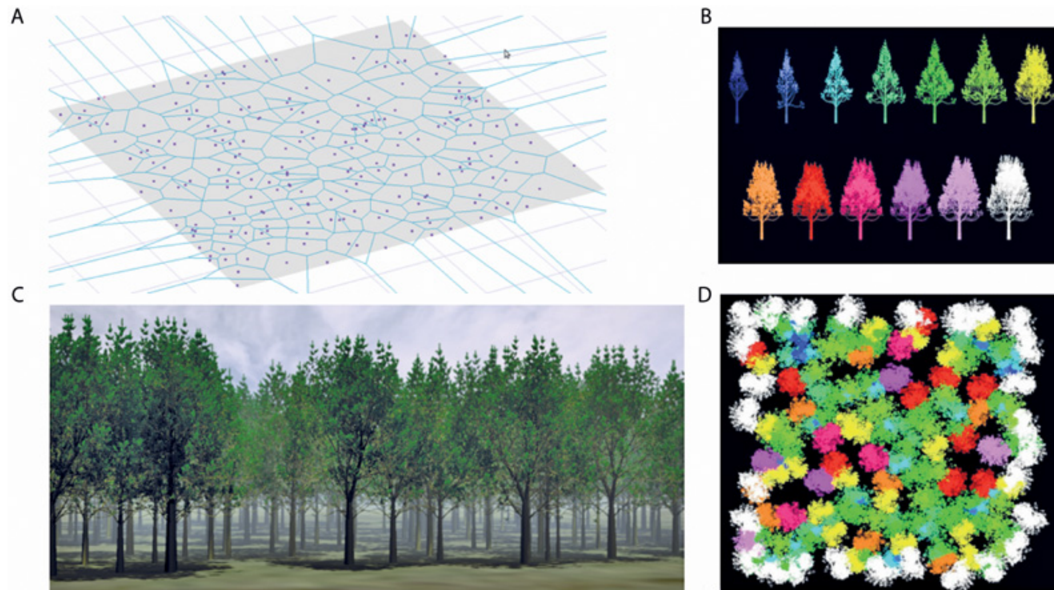



**Figure 13.47.** Simulation de la croissance d'arbres dans une parcelle mono spécifique et équienne dont la densité est hétérogène.

**a** : un maillage de type Delaunay donne la surface disponible *Sd* pour chaque arbre en fonction de ses voisins. **b** : les surfaces *Sd* sont rassemblées dans des classes dont les croissances des arbres sont pré-calculées. **c** : on reconstruit ainsi très rapidement une parcelle selon son schéma de plantation. La densité locale est représentée par une couleur. La couleur blanche correspond à une faible densité (cas des arbres périphériques qui réitèrent) et la couleur bleue à une forte densité locale qui donnent des arbres à petits houppiers effilés. **d** : la plantation peut alors être visualisée en images de synthèse (logiciels Digiplante et Simeo).

Pour passer à l'échelle de la parcelle avec une densité hétérogène, un bon point de vue est un pavage de la parcelle en polygones selon la méthode de Delaunay. Les *Sd* sont alors des polygones qui délimitent le territoire autour de chaque arbre selon le schéma de plantation. Ainsi l'arbre isolé qui correspond à de valeurs fortes de *Sd* va réitérer et avoir un port en boule alors que l'arbre serré par ses voisins aura un port dressé avec un houppier réduit. Tous les *Sd* sont différents, ce qui engendre autant d'architectures différentes. Mais on peut les regrouper par classe afin de limiter le nombre de simulations de croissance à effectuer. On affecte à chaque *Sd* le résultat de la simulation de la croissance de l'arbre qui correspond à la classe la plus proche. On peut alors simuler des peuplements hétérogènes (figure 13.47). Ce système est très performant pour simuler la croissance d'une plantation. Globalement, la croissance et le développement de chaque arbre localement est correct, ainsi que la production de biomasse du peuplement. Mais il n'y a pas d'interaction locale, et les houppiers restent symétriques. Pour simuler la production d'un peuplement, sans privilégier l'aspect image de synthèse, la méthode semble performante (Cournède *et al*., 2008, 2010).

### Modèle de croissance QingYuan et la simulation du peuplement

Pour gérer les interactions locales et l'asymétrie des houppiers pendant la croissance le lancer de photons est un bon point de vue. La lumière provient d'une direction et est interceptée par le feuillage. Chaque feuille reçoit sa part de radiation en fonction de l'extinction locale due à l'ombrage simulé. HaoYu Wang (Wang *et al*., 2013) a montré que dans le cas de densité homogène les résultats pour la production de biomasse entre le lancer de photons et l'utilisation de *Sd* sont similaires. Mais le premier est capable de simuler les interactions locales entre les axes pendant la croissance. Les avortements des axes vont dépendre de l'extinction de la lumière dans leur

environnement sous l'effet de l'ombrage. Le résultat des simulations est visuellement très réaliste (figure 13.48). On retrouve l'aspect asymétrique des houppiers obtenu par les méthodes géométriques basées sur les voxels (figure 13.43). Bien évidemment, la méthode est plus coûteuse en simulation et limitée à de petites parcelles, elle est plus dédiée à l'image de synthèse.

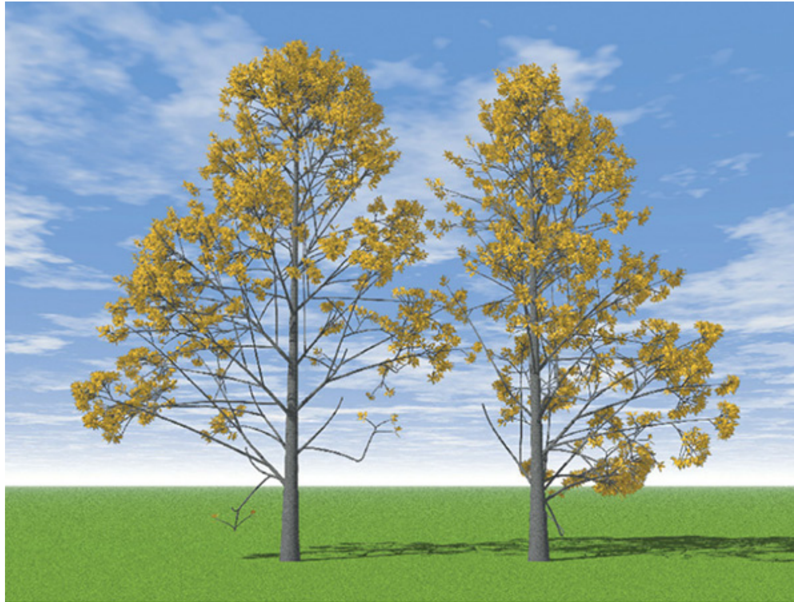


**Figure 13.48.** Interactions entre les houppiers de deux arbres pendant la croissance sous l'effet de la lumière (Hao Yu, Hua Jin, Liama, logiciel QingYuan GL3).

## ⏩ À retenir

Le comportement du modèle structure-fonction GreenLab vis-à-vis des données climatiques est en accord avec les connaissances acquises sur les modèles de culture. On vérifie sur les deux plantes modèles étudiées, le maïs et le chrysanthème, que le développement est régularisé par le temps thermique (somme des températures).

En champs et en conditions non limitantes sur le maïs, l'effet de la saison ne touche pas significativement les valeurs des paramètres sources-puits et donc la répartition de la biomasse dans les compartiments. Pour une même densité, c'est la température qui est le facteur du rendement. Avec une ETP journalière stable, plus la température est élevée, plus le cycle cultural calendaire est court, plus le rendement diminue, pour un même indice de récolte. L'effet de la densité touche évidemment en premier lieu le paramètre *Sp* (surface de production) qui tend vers l'inverse de la densité, lorsque l'indice foliaire est élevé. Cela constitue une validation du modèle. Mais le paramètre de calibration *r* est également touché. La répartition de la biomasse est stable. Cependant même si l'indice de récolte par plante est constant, l'indice de récolte par $m^2$ est variable. La production de biomasse par $m^2$ augmente avec la densité, mais la production de grains est constante à partir du moment où l'indice foliaire est suffisamment fort lorsque les épis apparaissent. En conditions non limitantes, on peut donc prédire la récolte en prenant en compte les températures journalières, l'ETP et la densité de plantation.

En serre, sur le chrysanthème, les fortes variations de la lumière et de la température, modifient significativement les valeurs des paramètres sources-puits. Cependant, pour une combinaison donnée, ces paramètres sont des constantes et le modèle GreenLab fonctionne correctement. Il est possible par régression d'estimer les valeurs de chaque paramètre avec une forme quadratique en fonction de la lumière et de la température à partir de données d'apprentissage. Dès lors le modèle peut prédire correctement leur effet sur le développement, la croissance et finalement l'architecture de la plante, sur d'autres combinaisons température-lumière.

Le passage de la plante isolée au peuplement est possible avec le modèle structure-fonction GreenLab. Il faut distinguer deux cas de figures : le cas des herbacées (les grandes cultures) et le cas des arbres (les peuplements forestiers).

Le cas des herbacées est particulièrement favorable, car les plantes annuelles se prêtent aisément aux répétitions et aux mesures, ce qui permet de calibrer les modèles de culture (PBM) et de valider leur capacité de prédiction en quelques années. Le FSPM GreenLab dans sa forme simplifiée fonctionne comme les PBM, il est donc entièrement compatible avec leurs usages en agronomie. Dans sa forme complète, il apporte plus d'informations sur le fonctionnement de la plante, grâce à la prise en compte du développement de la structure végétale et de la croissance de ses séries organiques. Les deux paramètres de la loi de retard à la germination, et l'écart type de la surface de production *Sp* (qui mesure l'hétérogénéité locale de la densité de plantation), sont suffisants pour régénérer les évolutions de l'indice foliaire et de la production au $m^2$ tels qu'ils sont mesurés directement à ce niveau. Les nouveaux paramètres sources-puits qui conditionnent la production et la répartition de la biomasse dans la plante sont d'un intérêt certain pour le phénotypage lié à la sélection et l'optimisation des itinéraires culturaux (densité, irrigation,…) ou la simulation peut jouer un rôle essentiel. Le surcoût en matière de mesures reste raisonnable en les simplifiant, sans perte excessive d'information.

Le cas des arbres est plus compliqué à cause de la durée de l'exploitation des peuplements forestiers et la difficulté des prises de mesures, sans compter la complexité de leurs architectures par essence stochastique. Il faut se limiter aux plantations mono-spécifiques et équiennes.

En principe, il est possible par des sondages ciblés et dans les cas relativement simples de calibrer l'automate botanique et le développement de l'arbre. Ces mêmes sondages permettent de calibrer les paramètres sources-puits sur les séries organiques et l'évolution des surfaces de production.

Si on se cantonne à une approche purement développement liée aux mesures dendrométriques, le modèle GreenLab peut se lier facilement aux modèles forestiers empiriques (EFM) existants, en leur adjoignant des sorties 3D qui permettent de visualiser des peuplements issus de divers scenarios sylvicoles.

L'approche croissance qui inclue la croissance secondaire est plus compliquée. Le fonctionnement du peuplement peut être simulé d'une façon réaliste en se basant sur le maillage obtenu avec le schéma de plantation qui délimite l'espace individuel disponible pour chaque arbre. Mais on reste loin de la validation et de la prédiction, en l'absence de données pour calibrer le modèle. Seuls quelques arbres ont été calibrés (érable, chapitre 12), mais les outils sont prêts et on peut espérer à moyen terme disposer de simulateurs efficaces de peuplements forestiers.

# Chapitre 14

# Des variantes possibles sur la formulation des fonctions sources-puits

PHILIPPE DE REFFYE, BAOGUI ZHANG, VÉRONIQUE LETORT, MENGZHEN KANG

Au cours de son développement, le modèle GreenLab a connu quelques évolutions qui, sans remettre en cause globalement la philosophie du système structure-fonction basé sur la notion de phytomère, ont changé localement la formulation de certaines notions. La qualité des ajustements des données au modèle est une condition nécessaire pour qu'il puisse être validé expérimentalement, mais elle n'est pas suffisante, le fonctionnement végétal peut être approché par diverses fonctions qui donnent des résultats équivalents. Il faut donc effectuer des choix pertinents. Certains essais ont ainsi été abandonnés ou mis en attente, et d'autres ont été adoptés. Nous croyons utile de présenter ici ces tentatives, car elles sont une réflexion en profondeur sur les mécanismes de la croissance des plantes et une source d'améliorations futures du modèle. Par souci de plus de clarté, nous parlerons de ces tentatives comme des variantes ou des évolutions du modèle exposé jusqu'ici, que l'on désigne comme « le modèle standard ».

## ⏵⏵ GreenLab continu

La base du moteur de développement du modèle GreenLab est la discrétisation du temps en cycles de développement. La notion de cycle est naturelle car la plante produit des nombres entiers d'organes par cohorte. Elle se déduit de la théorie du renouvellement qui permet le passage du temps continu au temps discret et assimile le fonctionnement d'un

méristème à un processus de Bernoulli (chapitre 2) ; enfin elle s'adapte facilement à la notion de temps thermique.

Dans la nature, le développement de l'architecture des plantes est continu et le processus de Bernoulli n'en est qu'une approximation :

– sur le plan pratique, cette approximation est suffisante comme le montre la qualité des ajustements du modèle sur les plantes cultivées (chapitres 12 et 13). La notion de cycle permet d'établir la structure potentielle, base du principe de l'ajustement des séries organiques dans le cas du développement stochastique ;

– sur le plan théorique, il serait intéressant de formuler mathématiquement le développement des plantes sur la base d'un temps continu, en exploitant complètement la théorie du renouvellement. À n'en point douter, la complexité mathématique du système augmente. Dans tous les cas, la résolution numérique des équations différentielles qui résultent de cette formulation en temps continu passe par une discrétisation : un formalisme similaire sera donc possible. La synchronisation des évènements dans la structure végétale au niveau des méristèmes concernant les ramifications, les avortements, etc. se fait en introduisant des évènements discrets dans le schéma numérique de résolution (Le Chevalier, 2007).

La base du moteur de croissance du modèle GreenLab discret est le cycle de croissance. Dans la plupart des cas, le cycle de croissance choisi est le cycle de développement. On peut aussi, en utilisant le rapport de rythme, subdiviser autant qu'on le veut le temps dévolu à la croissance par rapport à celui dévolu au développement. Ainsi, un rapport de rythme $w = 1/3$ qui donne la série chronologique [100100100, …], où les 1 représentent les cycles pendant lesquels il y a eu création de nouveaux phytomères, impose au méristème un cycle de développement pour trois cycles de croissance des organes. Ce système permet de suivre, sur une échelle de temps plus fine, l'action du climat sur la croissance.

Ce système présente un inconvénient dans les valeurs des paramètres sources-puits qui dépendent du pas de temps choisi ou, de manière équivalente, du rapport de rythme choisi. Le problème est gênant lorsque l'on fait un modèle générique pour faire fonctionner ensemble des espèces végétales différentes. Il faut donc définir les rapports de rythme individuels pour les synchroniser et rendre la croissance continue tout en gardant un

développement discret. Les valeurs des paramètres sources-puits deviennent alors invariantes (Le Chevalier *et. al*., 2007 ; Li *et al*., 2009) vis-à-vis du pas de temps choisi ce qui permet de suivre la croissance d'un mélange d'espèces.

## ⏩ Variantes possibles autour des fonctions sources

La première version de GreenLab (Yan *et. al*., 2004) pour le calcul de la photosynthèse a hérité directement du formalisme adopté dans le modèle source AmapHydro (De Reffye *et al*., 1999). Il était basé sur la notion de transpiration des feuilles vis-à-vis de la demande climatique $E$ (que l'on choisit être l'évopotranspiration ETP), couplée à celle d'efficience de l'eau (chapitre 5). Les feuilles en nombre $N_i$ par cohorte au cycle $i$ ont une résistance individuelle à la transpiration : $\frac{r_1}{S_i} + r_2$, qui dépend de leur surface individuelle $S_i$. Cette résistance décroit avec l'augmentation de la surface foliaire pour atteindre une valeur minimale $r_2$ attribuée à l'action du pétiole.

L'équation de production du modèle hydraulique devient :

$$Q = E \sum_{i=1,t} \frac{N_i}{\frac{r_1}{S_i} + r_2} \quad (1)$$

que l'on peut comparer à l'équation utilisée dans le modèle standard :

$$Q = \frac{E \cdot Sp}{r_1.} \cdot \left(1 - \exp - k \left(\frac{\sum_{i=1,t} N_i S_i}{Sp}\right)\right) \quad (2)$$

Note : dans le cas de la croissance libre (où $Sp$ est très grand et $r_2$ très petit), les équations 1 et 2 sont équivalentes.

**Tableau 14.1.** Valeurs des erreurs des écarts du modèle par rapport aux mesures.

| Plante | Erreur modèle 1 AmapHydro | Erreur modèle 2 GreenLab « standard » |
|---|---|---|
| Coton | 6,26 | 6,06 |
| Blé | 3,27 | 3,89 |

| | | |
|---|---|---|
| Tournesol | 193,4 | 193,4 |
| Maïs | 47,7 | 47,8 |
| Tomate | 1,76 | 1,64 |

Confronté à l'ajustement des séries organiques de plantes monocaules cultivées et taillées comme le tournesol, le maïs, la tomate, le cotonnier et le blé, l'équation 1 donne de bons résultats. Les paramètres $r_1$, $r_2$ et les paramètres puits sont identifiés. Si $r_2 > 0$, l'équation 1 tend vers une valeur limite et joue le rôle de la surface de production *Sp* dans l'équation 2. Il n'est pas possible de départager les deux modèles en se basant sur la qualité des ajustements des plantes comme le montrent d'une part, le tableau 14.1 qui compare les valeurs des erreurs entre les observations mesurées et les valeurs simulées correspondantes et, d'autre part, la figure 14.1 qui montre l'ajustement des séries organiques dans les deux cas.

La collaboration avec les collègues agronomes du Cirad (Michael Dingkuhn) et de l'université de Wageningen (Ep Heuvelink) a permis le rapprochement de GreenLab avec les modèles de culture qui utilisent la loi de Beer-Lambert (pour la lumière interceptée à différents niveaux du couvert végétal). L'avantage était de prendre en compte la densité de plantation par la surface de production *Sp*. La qualité des ajustements a permis de remplacer l'ancien modèle source d'AmapHydro par celui du modèle GreenLab standard. Pour qu'un modèle source soit adapté, il faut que ses paramètres puissent être identifiés par méthode inverse et que la série $Q(1)$, $Q(2)$, …$Q(t)$ des biomasses produites à chaque cycle soit correctement estimée.

Un autre modèle source, beaucoup plus lourd à mettre en œuvre, consiste à calculer l'interception de la lumière par la maquette simulée (chapitre 15). Bien que plus détaillé et permettant de calculer l'interception de chaque feuille individuellement, ce type de modèle fournit des résultats similaires aux précédents dès lors qu'il s'agit d'évaluer la production de biomasse à l'échelle de la plante entière ou du couvert végétal, il n'a donc pas eu lieu de confirmer des travaux autour de ce type de modèle de modélisation et de simulation de l'interception lumineuse.

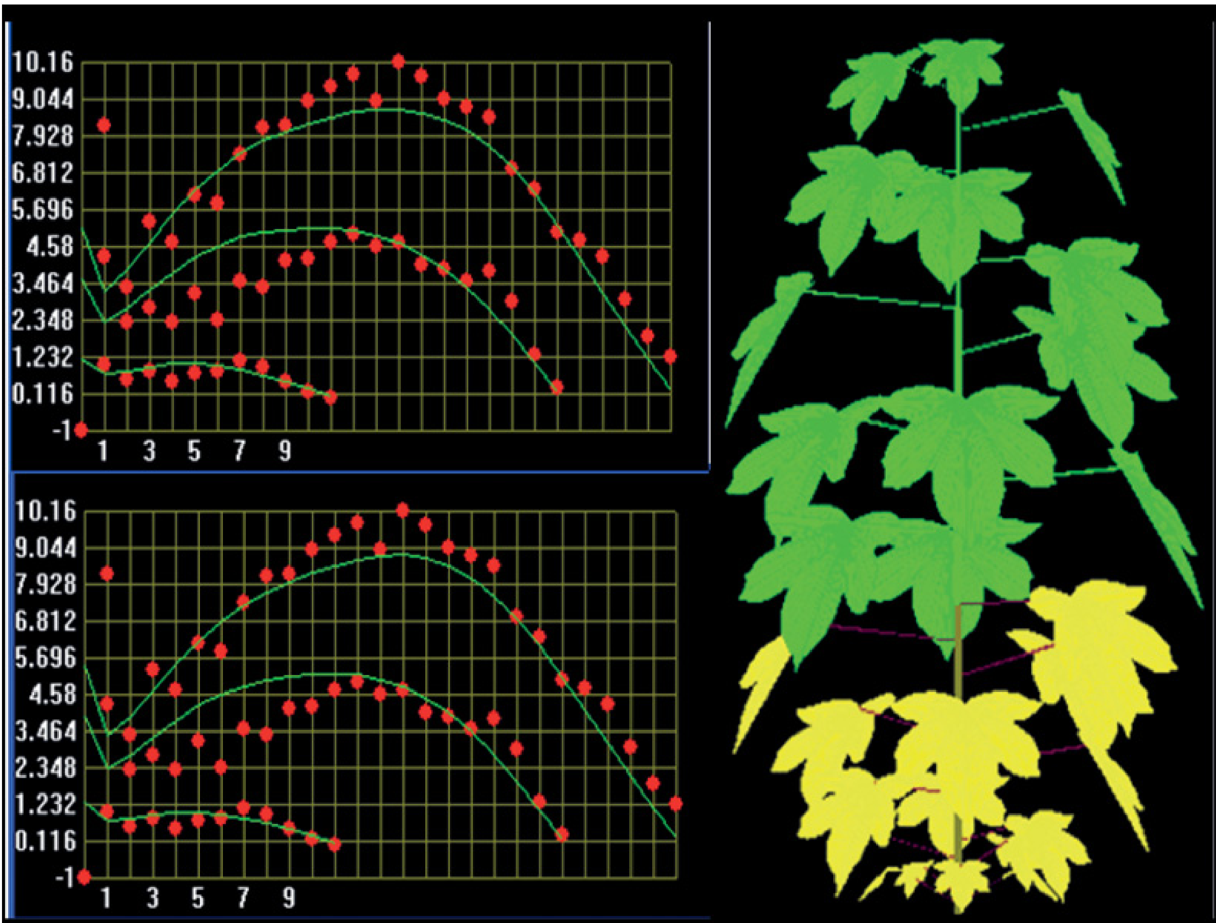



**Figure 14.1.** Comparaison selon les deux modèles sources, originel, AmapHydro (en bas) et le modèle courant GreenLab (en haut), des ajustements des séries organiques calculées (traits) et mesurées (points) du poids des entrenœuds d'un cotonnier monocaule et visualisation de la plante simulée.

Les deux modèles ont des performances équivalentes (logiciel Cornerfit, Zhan, CAU).

# Fonctionnement des organes

Le fonctionnement des organes est l'objet de la modélisation des fonctions sources et des fonctions puits.

## Modélisation du fonctionnement des organes en tant que sources

Il n'y a pas que les feuilles qui sont des sources du système plante. Les tiges peuvent prendre une part dans la photosynthèse dans le stade jeune, de

même pour les gaines des graminées (maïs) ou les siliques des crucifères (colza). C'est à l'agronome de tenir compte de ce qui ne présente pas de difficultés d'implémentation du modèle. En revanche, il y a lieu de considérer des paramètres tels que les allométries de formes ou l'orientation de l'organe pour estimer l'interception de la lumière par sa surface.

Pour la feuille, la surface se déduit du rapport allométrique poids/épaisseur (la densité est supposée incluse dans l'épaisseur, on parle alors de poids spécifique de la feuille). Ce rapport peut évoluer avec l'âge de la plante. Lorsque l'indice foliaire est fort (LAI > 3), cela a peu d'influence sur la valeur de la photosynthèse. On peut en déduire que l'hypothèse « d'épaisseur constante » de l'organe source est particulièrement robuste.

L'orientation verticale des feuilles est prise en compte par le coefficient cultural *k* dans le modèle dans la formule de production 3 (autre forme de la formule 2).

$Q = C \cdot PAR \cdot (1 - exp(-k \cdot LAI))$ (3)

Le PAR est la partie active de la radiation solaire dans la photosynthèse (en mole photon $m^{-2}$ $s^{-1)}$. En agronomie, pour chaque culture, on propose une valeur empirique de *k*, généralement adoptée par GreenLab. Cette valeur améliore la qualité des ajustements des séries organiques notamment chez les graminées dont les feuilles ont un port dressé.

### Durée du fonctionnement des feuilles

Les feuilles ont une durée de fonctionnement pendant laquelle elles sont des sources pour le système (la production photosynthétique est supérieure à la consommation due à la respiration d'entretien). La fin du fonctionnement est visible par un jaunissement. Mais celui-ci est progressif et il se propage de la périphérie vers l'intérieur de l'organe. Ainsi, chez les graminées, les feuilles se nécrosent à partir de l'extrémité et les feuilles des autres herbacées à partir de leur périphérie.

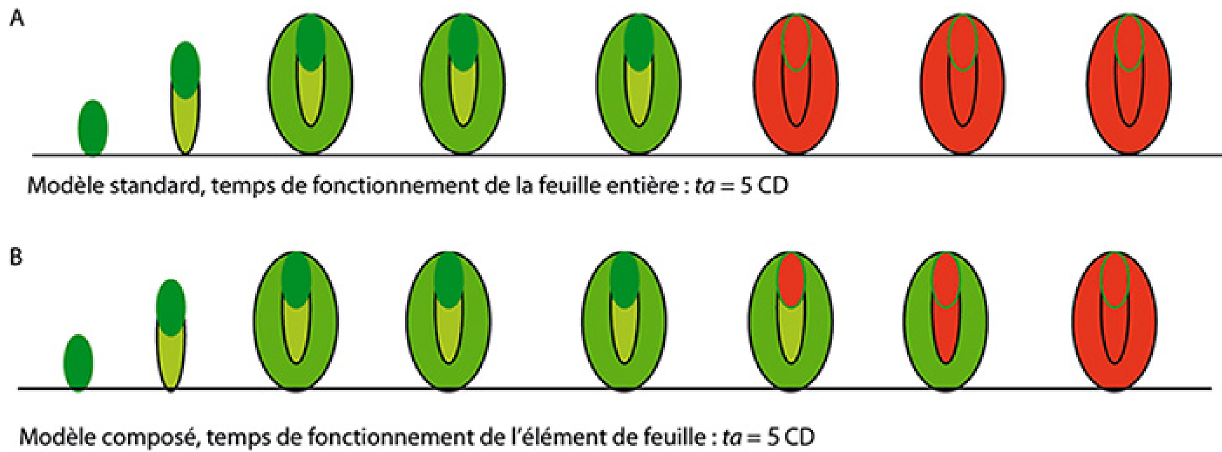



**Figure 14.2.** Schémas d'une feuille en expansion sur 3 cycles (CD) et en fonctionnement sur 5 cycles.

**a** : la feuille cesse de fonctionner (du point de vue de l'organe source) au bout de 5 CD.
**b** : les éléments de feuilles fonctionnent 5 cycles. La feuille composée s'arrête progressivement de fonctionner.

Ici, l'organe feuille s'accroît pendant un nombre de cycles qui correspond à son temps d'expansion, durée qui est inférieure ou égale au temps de fonctionnement. À chaque accroissement correspond un élément de surface. Il est possible d'individualiser ces éléments en leur affectant une durée de fonctionnement propre. Ce modèle qualifié de « simple » fait cesser d'un seul coup le fonctionnement de la feuille quand elle dépasse sa durée de fonctionnement. Il est à comparer avec un modèle « composé » qui fait cesser le fonctionnement des éléments de surface un par un, quand la durée de fonctionnement de l'élément est dépassée.

Ces deux modèles ont un comportement similaire. Ainsi, la condition pour une croissance libre à l'équilibre pour le modèle « simple » s'écrit, comme pour le modèle standard (chapitre 5) :

$$\frac{E}{A}\left(\frac{t_a+1}{2}\right) = 1$$

Pour le modèle « composé » avec sénescence progressive des feuilles, intégrant un fonctionnement propre à chaque étape d'expansion, la formule devient : $\frac{E}{A}\left(\frac{t_a}{2}\right) = 1$ avec $A = r \cdot \varepsilon$, $E = 1$ et $t_a$ la durée de fonctionnement et d'expansion des organes.

On peut ajuster une plante du modèle « simple » par le modèle « composé ». Dans l'exemple qui suit, on prend une plante monocaule. La plante possède un rapport de rythme $w$ = 0,75 correspondant à la séquence de développement : 11101110, … La durée de fonctionnement des feuilles est de 5 CD dans le modèle normal et celle de l'élément de feuille de 5 CD dans le deuxième. La durée d'expansion de la feuille est de 5 CD dans les deux cas.

**Tableau 14.2.** Comparaison des paramètres du modèle normal et du modèle composé

| | ***w*** | ***ε*** | **$t_a$ et $t_x$** | ***p*** | ***r*** | ***Sp*** | **Q0** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Modèle simple | 0,75 | 0,05 | 5 | 1 | 15 | 1000 | 1 |
| Modèle composé | 0,75 | 0,05 | 5 | 1 | 27 | 1604 | 2,1 |

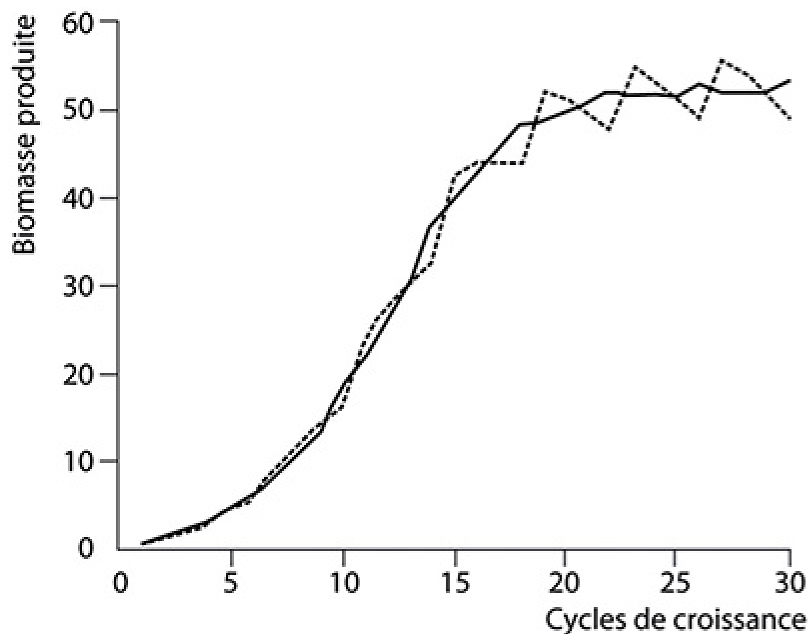



**Figure 14.3.** Comparaison de la production de biomasse par cycle entre les 2 modèles, simple (pointillés) et composé (trait plein).

Par méthode inverse on ajuste les séries organiques du premier modèle par le deuxième. Comme indiqué dans le tableau 14.2, tous les paramètres sources-puits du deuxième modèle sont affectés, c'est-à-dire que leurs valeurs doivent être modifiées pour ajuster correctement les séries organiques. La figure 14.3 montre que les productions de biomasse par cycle sont équivalentes. La courbe en pointillés du modèle simple présente des oscillations qui sont provoquées par la chute des feuilles, discontinue à

cause du rapport de rythme. Elles disparaissent quasiment dans la courbe en trait plein du modèle composé car l'arrêt de fonctionnement d'un élément de surface a moins d'influence que celui d'une feuille entière.

Les deux modèles sont donc équivalents. Le modèle composé, plus complexe à programmer, n'apporte pas d'amélioration dans la qualité des ajustements. À ce jour, son codage n'a donc pas été implanté dans le logiciel Gloups.

Par ailleurs, la détermination du temps de fonctionnement $t_a$ des feuilles pose problème. Elle ne peut pas être déterminée par méthode inverse car les paramètres $r$ et $t_a$ sont fortement corrélés. Si $t_a$ augmente, le paramètre $r$ augmentera également pour ajuster correctement les séries organiques. On se réfère donc au stade phénologique du flétrissement observé de la feuille pour déterminer empiriquement cette durée de fonctionnement.

### Cas de la remobilisation

Les organes peuvent au cours de leur maturation flétrir en perdant de la biomasse qui est remise à la disposition du pool commun. Ils deviennent en quelque sorte des organes sources bien que non photosynthétiques. Cette remobilisation permet aux graminées d'achever le remplissage des graines. Le riz (chapitre 12) nous a permis de formuler une telle fonction de flétrissement. Notons $t$ l'âge chronologique de l'organe et $t_f$ l'âge d'apparition du flétrissement après acquisition de son poids maximum $q_{max}$. On introduit les paramètres $F$ et $k_m$ ; le paramètre $F$ est le poids résiduel de l'organe mesuré quand la remobilisation est achevée et exprimé en pourcentage de son poids maximum ; et $k_m$ est un paramètre lié à la vitesse de remobilisation. Le poids de l'organe quand $t > t_f$ est donné (chapitre 12) par la formule :

$$q(t) = q_{max}\,(1 - F(1 - (1 - k_m)^{t-tf}))$$

On peut estimer $k_m$ par méthode inverse, tandis que $t_f$ et $F$ sont mesurés empiriquement.

Le calcul de la remobilisation des organes est implémenté dans le logiciel Gloups.

## ⏩ Variantes de la modélisation du fonctionnement des organes puits

On s'intéresse ici à la modélisation de l'expansion des organes. Dans le modèle GreenLab, l'expansion d'un organe est caractérisée par sa durée $t_x$, en cycle de développement. Elle est dépendante du temps thermique. En temps calendaire, plus il fait froid, plus la croissance de l'organe ralentit comme le montre les observations. La variation du puits est indépendante de l'offre dans cette modélisation. Ceci s'accorde avec le fait que les modèles de culture définissent souvent l'évolution de l'indice foliaire (LAI) exclusivement en fonction du temps thermique.

L'application de ce principe a donné jusqu'ici de bons ajustements et n'a pas encore été mis en défaut (chapitre 12 et 13). On peut aussi travailler sur d'autres formulations, d'autant plus que l'hypothèse d'indépendance entre la variation du puits et l'offre présente quelques difficultés. En effet, le paramètre *tx* représentant le temps d'expansion d'un organe est difficile à estimer par observation et de plus il varie selon le rang du phytomère sur la tige, ce qui caractérise un effet de base. Les premières feuilles formées sur la tige sont en général plus petites que les feuilles matures et ont eu une durée d'expansion plus courte. Au prix de longues observations Hervé Rey a mesuré précisément pendant un suivi de croissance les valeurs $t_x(r)$ des organes feuilles sur le tournesol en fonction du rang $r$ (chapitre 12). On constate une phase linéaire d'accroissement, à partir d'une valeur minimale $t_{xmin}$ puis une stabilisation à la valeur $t_{xmax}$ bien modélisée par :

$t_x(r) = t_{xmin} + a \cdot (r - 1)$ si $r = r_{max}$

et $t_x(r) = t_{xmax}$ si $r > = r_{max}$ avec $t_{xmax} = t_{xmin} + a \cdot (r_{max -} 1)$

Cette expérimentation, fastidieuse dans ce cas du fait de la longue durée d'expansion, peut rebuter le modélisateur car il faut s'assurer que l'identification des paramètres fonctionne correctement, ce qui implique de renseigner les valeurs $t_x(r)$ en suivi de croissance pour chaque type d'organe. Avec l'expérience, par tâtonnements successifs, on arrive à évaluer les paramètres $t_{xmin}$, $r_{max,}$ et $t_{xmax}$ qui donnent les meilleurs ajustements des séries organiques, supprimant ainsi de lourdes observations en suivis de croissance.

## Rappel sur la formulation des puits

Dans le modèle GreenLab, la fonction puits $p_o(t,i)$ d'un organe *o* apparu au cycle *i* quand la plante est à l'âge *t* est définie par la formule (chapitre 5) :

$p_o(t,i) = p.vp_o(t - i + 1, t_x)$

en posant $j = t - i + 1$, on écrit : $vp_o(j, t_x) = K \cdot \left(\frac{j-0,5}{t_x}\right)^{a-1} \cdot \left(1 - \frac{j-0,5}{t_x}\right)^{b-1}$.

La fonction de variation de puits $vp_o$ est dérivée d'une densité de loi bêta. Le paramètre *p* est la force du puits, *K* est un facteur qui normalise le mode de la fonction $vp_o$ à la valeur 1, $t_x$ est la durée d'expansion de l'organe (cette valeur peut évoluer selon le rang de la tige marquant un effet de base, comme vu précédemment). On appelle ici « puits descriptif » cette formulation de la fonction puits indépendante de l'offre et qui dépend du cycle de développement lui-même indexé sur le temps thermique.

Ainsi, pendant son expansion, l'évolution du puits d'un organe prend d'une façon forcée la valeur numérique imposée par la fonction $vp_o$. Notons que la formulation en loi bêta de la fonction d'expansion est arbitraire : elle est simplement bien adaptée, de par sa forme et sa flexibilité, à la représentation d'un phénomène de croissance. D'autres fonctions, comme la fonction de Gompertz qui est souvent choisie pour suivre les accroissements des fruits, donnent des résultats équivalents.

## Puits fonctionnels

Les recherches à la Chinese Agriculture University ont mené à réviser complètement une formulation de l'expansion basée sur des hypothèses plus physiologiques (Zhang *et al.*, 2010), avec comme contrainte d'ajuster les séries organiques aussi bien que le font les fonctions bêta.

Pour cela, on considère que l'émergence et la croissance d'un organe sont composées de deux phases principales : la division cellulaire, qui assure la création de nouvelles cellules, et l'expansion des cellules existantes. À l'émergence de l'organe, la division cellulaire est le phénomène prépondérant, puis elle diminue peu à peu tandis que l'expansion devient

plus importante et assure la croissance de l'organe jusqu'à sa taille finale, qui est caractéristique de l'espèce. On modélise ici la formation des massifs cellulaires lors de la création des organes dans les méristèmes, et qui sont dénommés « primordia ». Les volumes des primordia dépendent à leur création de l'offre sur la demande. En supposant que chaque cellule ne peut se dilater que d'un certain facteur maximal, on peut aussi conjecturer que le poids maximum que peut atteindre un organe en fin d'expansion dépend directement du volume du primordia à sa création.

### Adaptation des primordia aux fonctions puits

On appelle « primordia », un massif cellulaire qui donnera un organe ou une partie d'organe. À chaque CD, un nouveau massif cellulaire peut être ajouté à chaque organe : le nombre de massifs dépend de la durée de la phase de division cellulaire. Le nombre de cellules d'un massif est fixé à sa création en fonction de l'offre et de la demande à ce stade. L'expansion de l'organe est ensuite assurée par l'expansion de chacune des cellules qui composent ces massifs. Cette expansion est décalée dans le temps selon le cycle d'apparition du massif (figure 14.4). Les massifs cellulaires des organes feuilles ont une durée de fonctionnement *tc* en CD.

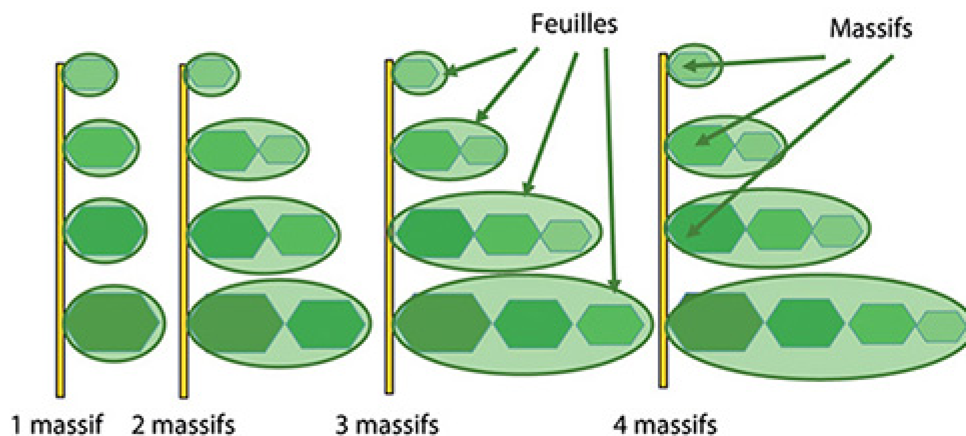



**Figure 14.4.** Expansion d'un organe (ici, une feuille) dans la série organique d'une tige, en fonction du nombre de massifs cellulaires définis par organe.

À chaque cycle un nouveau massif peut être créé. Chaque massif a une durée de fonctionnement fixée.

Ici, il faut donner une durée de fonctionnement photosynthétique par massif cellulaire et non par feuille.

### Cas d'un seul massif cellulaire par organe

Le volume initial $q_o(i,i)$ de l'organe à sa création au cycle $i$ de la plante d'âge $i$ est modélisé selon la relation suivante ($i = t$) :

$$q_o(i,i) = C \cdot D_o \cdot \frac{Q(i-1)}{D(i)} \quad (4)$$

Le paramètre est un facteur qui sera estimé à l'aide des données. $D_o$ correspond à un taux d'expansion pendant la croissance de l'organe qui dépend du type d'organe $o$ et de l'âge physiologique ($o$ peut être, $l$ (limbe), $p$ (pétiole), $e$ (entrenœud), $f$ (fruit)). Le produit $C \cdot D_o$ est le puits de l'organe à sa création. Le massif peut se dilater d'un facteur $X_o$ qui définit son volume maximum par rapport à sa biomasse initiale selon la formule :

$$q_{xo}(i) = X_o \cdot q_o(i,i) \quad (5)$$

À chaque cohorte d'organes est affecté un volume maximum individuel qui dépend du cycle de création.

On définit le puits du massif cellulaire créé au cycle $i$ quand la plante a l'âge $t$, par la formule :

$$p_o(i,t) = D_o \cdot \left(\frac{q_o(i,t-1)}{q_{xo}(i)}\right)^{a_o} \cdot \left(1 - \frac{q_o(i,t-1)}{q_{xo}(i)}\right)^{b_o} \Delta t$$ avec ($t > i$ et $\Delta t = 1$) (6).

$q_o(i,t-1)$ est le volume de l'organe au cycle $t-1$, $q_{xo}(i)$ son volume limite calculé à sa création, $D_o$ est le taux d'expansion de l'organe de type $o$. Les paramètres $a_o$ et $b_o$ servent de facteurs correctifs si besoin est (les valeurs 1 donnent une fonction logistique, les valeurs 0 donnent un puits constant).

Avec cette modélisation, la forme de la fonction puits reste contrainte à suivre les valeurs d'une équation algébrique comme dans le cas des puits descriptifs utilisés jusqu'ici (lois bêta), mais elle prend un aspect plus fonctionnel : d'une part, elle n'est plus régulée par le temps thermique de manière fixée mais par la variable masse elle-même et d'autre part, le temps d'expansion n'est plus fixé à l'avance, il dépend du moment où la taille limite sera atteinte. La signification biologique des paramètres des fonctions puits est plus clairement définie et ces fonctions sont liées plus étroitement aux processus biologique sous-jacents.

Au début, le puits est proportionnel à la biomasse de l'organe ce qui assure une croissance exponentielle et à la fin il diminue jusqu'à s'annuler quand il tend vers sa taille maximale. Ce puits, qui est explicatif est appelé puits fonctionnel, car la demande dépend ici de la taille relative de l'organe, par opposition au puits descriptif qui ne dépend que de l'âge de l'organe en temps thermique. Pour la suite on fixe les valeurs $a_o$ et $b_o = 1$, sauf cas spécifiés.

L'accroissement au cycle $t$ d'un massif cellulaire d'organe sur un phytomère de rang $i$ quand la plante à $t$ cycles de croissance est donc :

$$\Delta q_o(i,t) = D_o \cdot \left(\frac{q_o(i,t-1)}{q_{xo}(i)}\right) \cdot \left(1 - \frac{q_o(i,t-1)}{q_{xo}(i)}\right) \cdot \frac{Q(t-1)}{D(t)} \quad (7)$$

La biomasse de l'organe au cycle $t$ est augmentée par rapport au cycle $t-1$ selon la formule : $q_o(i,t) = q_o(i,t-1) + \Delta q_o(i,t)$.

La demande d'une série organique d'une plante monocaule à développement indéfini s'écrit donc :

$$D(t) = C \cdot D_o + \sum_{i=1}^{t-1} D_o \cdot \left(\frac{q_o(i,t-1)}{q_{xo}(i)}\right) \cdot \left(1 - \frac{q_o(i,t-1)}{q_{xo}(i)}\right) \quad (8)$$

À chaque cycle, un nouveau massif cellulaire est créé et l'expansion des organes en place est assurée. On remarque que le temps d'expansion disparaît. Les accroissements deviennent infiniment petits lorsque le volume de l'organe tend vers sa valeur maximale. La formule (8) se généralise facilement en introduisant les nombres d'organes par cohorte.

Pour que le système soit bien adapté à la modélisation de plantes réelles, il est nécessaire que les paramètres $C$, $D_o$, $X_o$ soient estimables à partir de l'analyse des séries organiques.

### Cas de plusieurs massifs cellulaires par organe

On peut définir un nombre maximum de massifs cellulaires, $n_o$, par type d'organes. Cela signifie qu'un nouveau massif sera ajouté à chaque CD à un organe donné durant $n_o$ CD. Ce procédé permet d'affiner la variation du puits de l'organe. Le puits de l'organe est égal à la somme des puits des massifs qui le constituent. Le volume de l'organe à son maximum d'expansion est égal à la somme des volumes maximum des massifs.

## Comportement du modèle

L'étude du comportement du modèle est évidemment plus compliquée à cause de l'intrication de l'offre et de la demande. La croissance libre à l'équilibre n'a pas pu être mise en évidence comme pour le modèle standard En revanche, la croissance limitée par la surface de production est évidemment valide.

Dans l'exemple suivant, on choisit un seul massif cellulaire par organe feuille qui constitue la seule série organique de la plante monocaule computationnelle (les entrenœuds ayant un puits négligeable).

Les paramètres du système sont définis ainsi :

$t_c = 5$ ; $n_o = 1$ ; $r = 30$ ; $Sp = 5000$ ; $Q0 = 1$ ; $\varepsilon = 0{,}05$ ; $C = 1$ ; $D_o = 50$ ; $X_o = 30$

$t_c$ est la durée de fonctionnement en cycle d'un massif.

Le système engendre une série organique qui possède une enveloppe maximale théorique. Pour chaque rang, il existe donc un poids d'organe limite (en rouge, figure 14.5). Les dernières feuilles créées sont en expansion (en vert, figure 14.5).

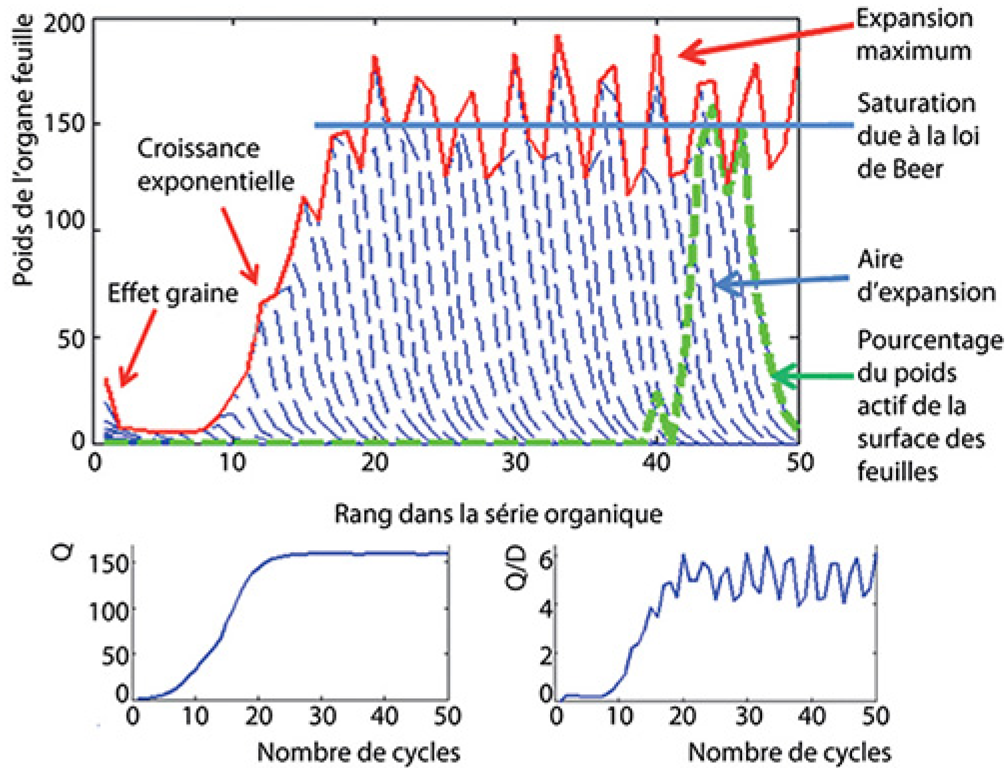



**Figure 14.5.** Croissance d'une plante avec les puits fonctionnels.

La série organique est limitée par une enveloppe maximale (courbe rouge) générée à la création de l'organe qui est atteinte progressivement selon le rang de l'organe dans le phytomère. Les organes des derniers phytomères (courbe verte) sont en expansion. On notera que la croissance est continue et atteint une valeur limite à cause de *Sp*, alors que la demande est chaotique.

On notera que la durée d'expansion $t_x$ de l'organe a disparu. En effet, l'expansion tend vers zéro lorsque le poids $q_o(i,t)$ de l'organe créé à l'âge $i$ s'approche de la valeur maximale calculée $q_{xo}(i,t)$.

La figure 14.6 montre divers types de comportements. Si $D_o$ est trop petit, l'enveloppe limite ne peut être atteinte par les organes et la plante croule sous la demande qui augmente indéfiniment car les organes n'atteignent pas leurs volumes maximum, et l'offre tend donc vers zéro. Si $D_o$ est grand, les organes atteignent rapidement leurs tailles maximales, la demande de stabilise et la croissance est continue. Pour les valeurs intermédiaires, on constate que l'enveloppe limite de la série organique a des oscillations stables, et les poids des organes atteignent leurs valeurs limites.

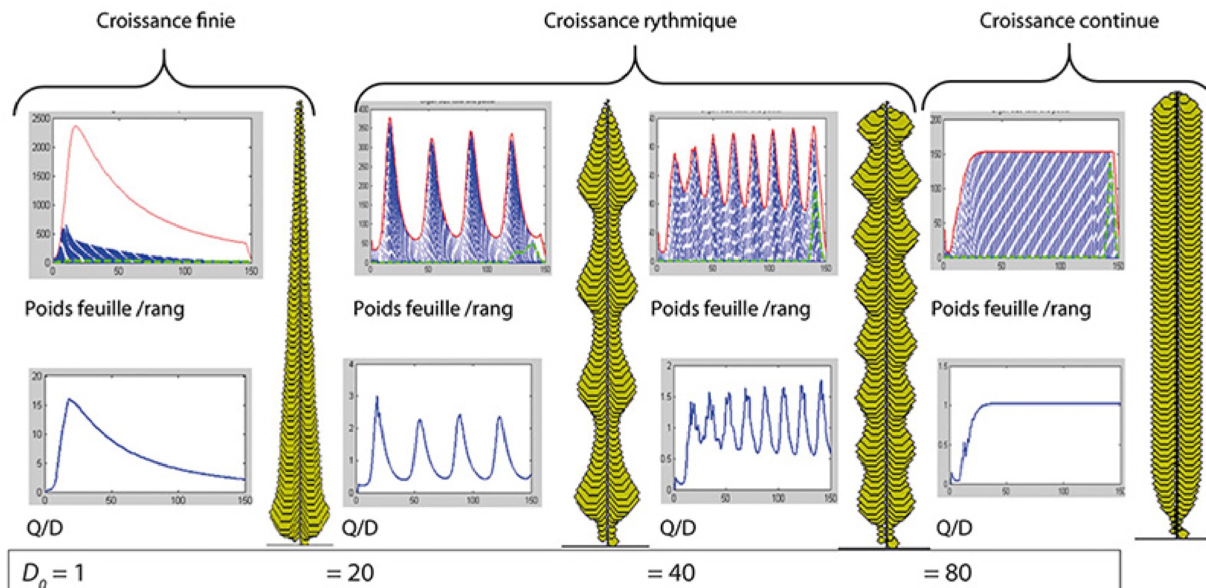



**Figure 14.6.** Comportement en croissance d'une plante monocaule, sous la dépendance de puits fonctionnels.

La série organique maximale est délimitée par la courbe en rouge. Si $D_o$ est trop petit, la série des organes ne peut pas atteindre son enveloppe maximale. La croissance de la plante diminue. Pour $D_o > 20$ et $D_o < 80$ les séries organiques atteignent leur taille maximale avec des oscillations stables. Pour $D_o > 80$ la plante a une croissance continue.

## Ajustement du modèle GreenLab avec puits descriptifs par le modèle avec puits fonctionnels

Pour que le nouveau modèle puisse être utilisé sur les plantes cultivées, il faut qu'il ait des performances équivalentes à celles du modèle standard dont les fonctions puits sont des lois bêta indexées sur les cycles de développement. En effet, le modèle standard a été validé car il s'ajuste bien aux données agronomiques fournies par les diverses plantes cultivées étudiées (chapitres 12 et 13). Il faut donc essayer d'estimer les paramètres du nouveau modèle qui ajustent au mieux les séries organiques des plantes computationnelles produites par le modèle standard. Ce qui se fait en trois étapes en prenant un cotonnier monocaule comme exemple.

### Ajustement multi-stades d'un cotonnier monocaule par le modèle standard.

Les données proviennent d'expérimentations, menées en Chine, de taille de cotonniers qui produisent des tiges monocaules (Dong Li, CAU).

Les séries organiques des feuilles (limbes et pétioles) et des entrenœuds ont été mesurées à 5 stades de développement : [8, 12, 18, 22, 27 CD]. Pour chaque stade, une seule plante est prélevée.

On estime à 20 CD les temps de fonctionnement et d'expansion des organes qui sont constants (l'effet de base est négligeable). L'épaisseur de la feuille vaut $\varepsilon$ = 0,024 cm.

**Tableau 14.3.** Paramètres sources-puits du cotonnier monocaule (modèle normal).

| $r$ | $Sp$ | $Q0$ | $B_{a1}$ | $B_{g1}$ | $B_{e1}$ | $B_{a2}$ | $B_{g2}$ | $B_{e2}$ | $p_a$ | $p_g$ | $p_e$ | $p_c$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 59 | 2900 | 7,4 | 2,6 | 1,5 | 1,5 | 6,2 | 4,4 | 5,1 | 1 | 0,12 | 0,14 | 0,35 |

L'erreur quadratique sur l'ajustement est Err1 = 23,3. Il y a 276 données (organes et compartiments) à ajuster par 12 paramètres qui sont estimés par la méthode des moindres carrés, dont les valeurs sont affichées en tableau 14.3.

– $r$, $Sp$, $Q0$, respectivement la résistance, la surface de production et le poids de la graine ;
– $p_a$, $B_{a1}$, $B_{a2}$ respectivement la force de puits et les paramètres de la variation du puits (loi bêta) du limbe des feuilles. (notons que $p_a = 1$ est donné, les puits étant proportionnels ;
– $p_g$, $B_{g1}$, $B_{g2}$ respectivement la force de puits et les paramètres de la variation du puits (loi bêta) du pétiole des feuilles ;
– $p_e$, $B_{e1}$, $B_{e2}$ respectivement la force de puits et les paramètres de la variation du puits (loi bêta) des entrenœuds ;
– $p_c$ le puits des éléments de cernes.

Sur la figure 14.7, on voit la qualité de l'ajustement sur les compartiments et les séries organiques des limbes des feuilles et des entrenœuds (les séries organiques des pétioles ne sont pas affichées et sont aussi bien ajustées). Les 12 paramètres estimés sont affichés dans le tableau 14.3. Notons que le stade 3 est légèrement sous-estimé et le stade 4 légèrement surestimé. Cela est dû au fait qu'il ne s'agit pas de la même plante qui pousse, mais de plantes différentes sacrifiées à chaque stade et qu'il existe une variabilité liée à l'environnement local de chaque plante (chapitre 13).

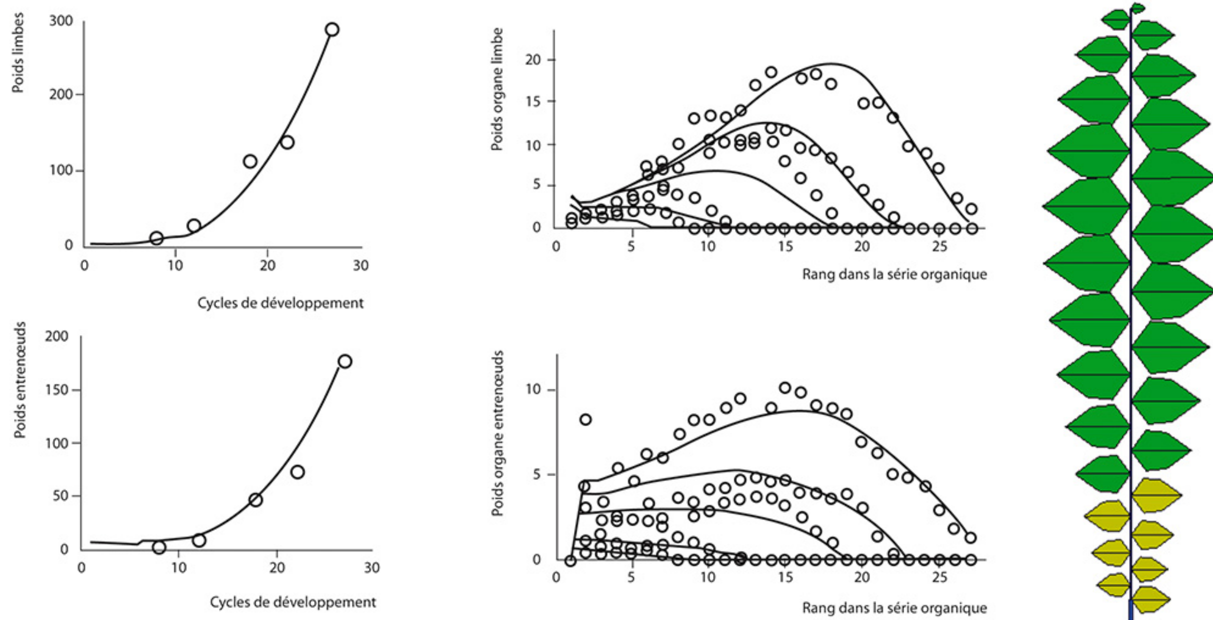



**Figure 14.7.** Ajustement avec 5 stades de développement [8, 12, 18, 22, 27 CD] des compartiments et des séries organiques des limbes des feuilles et des entrenœuds chez un cotonnier monocaule, par le modèle standard (données Dong Li, CAU).

La croissance secondaire des entrenœuds est nettement visible. Visualisation de la plante computationnelle qui correspond à l'ajustement (logiciel Gloups).

On vérifie ensuite que les séries organiques produites par la simulation constituent une cible qui est exactement ajustée par le modèle et qui redonne bien les paramètres estimés. Cette cible va servir de jeu d'essai pour être ajustée au mieux par le nouveau modèle doté de puits fonctionnels.

### Ajustement de la plante computationnelle produite par modèle standard avec le nouveau modèle aux puits fonctionnels

Il s'agit de savoir si le modèle avec puits fonctionnels peut bien approcher le modèle standard. La figure 14.8 montre que c'est le cas. On simule une plante avec le modèle standard et on crée une cible avec ses séries organiques. On essaye de l'ajuster avec le modèle aux puits fonctionnels. Tous les paramètres sont facilement estimés et l'ajustement est de bonne qualité. L'erreur quadratique Err2 = 5,29 est minime.

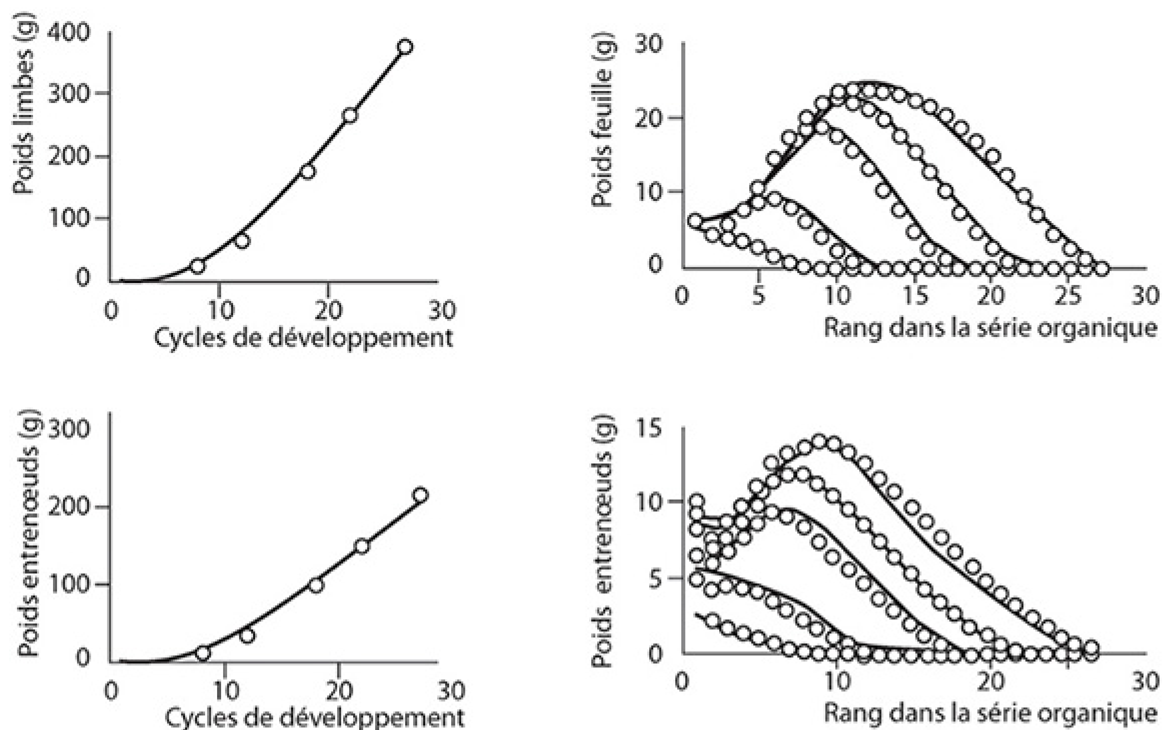



**Figure 14.8.** Ajustement des compartiments d'organes et des séries organiques correspondantes issues du modèle standard par le modèle avec puits fonctionnels (logiciel Gloups).

Ce résultat satisfaisant est important car il annonce des performances équivalentes dans la calibration des relations sources-puits chez les plantes cultivées avec les deux modèles. Mais les méthodes sont très différentes :

– dans le modèle standard, la variation du puits est obtenue par une fonction (loi bêta) qui suit son évolution selon le temps thermique exprimé en CD. Cette loi, invariante en fonction de *Q/D*, est la même pour un type d'organe (seule peut changer la durée d'expansion ($t_x$) pour suivre l'effet de base) ;

– dans le modèle avec puits fonctionnels, l'évolution du puits ne suit pas une fonction algébrique indexée par le temps thermique mais directement par sa propre masse. Elle dépend d'une relation de forme logistique où entrent en jeu un coefficient d'expansion, la biomasse de l'organe et son poids maximum qui dépend de *Q/D* au moment de sa création.

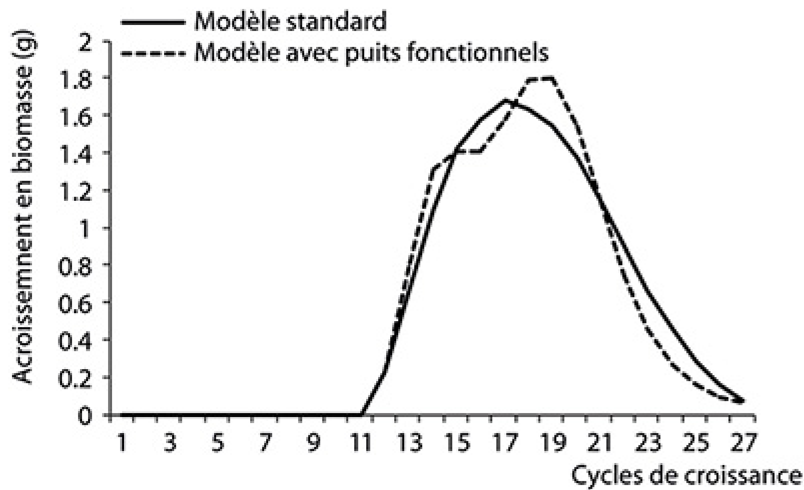



**Figure 14.9.** Comparaison des accroissements en biomasse de la feuille de rang 10 d'une plante computationnelle monocaule entre le modèle standard et le modèle avec puits fonctionnels avec 6 massifs cellulaires.

Les deux modèles fournissent des résultats analogues. Cela est vrai pour tous les rangs.

Cependant, pour que les séries organiques soient bien ajustées par les deux modèles, il faut que les flux de biomasse par CD qui entrent dans un organe situé à un rang donné soit proches. Ceci est bien vérifié dans l'exemple sur la figure 14.9 où l'on compare les accroissements de la feuille située au rang 10 de la série organique pour les deux modèles.

### Influence du nombre de massifs cellulaires sur la précision des ajustements

Le nombre de massifs cellulaires qui optimisent les ajustements est déterminé de façon empirique. On constate dans le cas du cotonnier, que l'erreur décroît de 1 à 6 massifs puis augmente (figure 14.9). Parallèlement l'ensemble des paramètres du modèle ont des valeurs relativement stables entre 2 et 8 massifs cellulaires.

Ceci montre qu'il existe une influence du nombre de massifs cellulaires sur la précision, et qu'il existe aussi un nombre optimum pour l'ajustement du modèle. La figure 14.10 montre l'évolution des 9 paramètres de la plante avec puits fonctionnels en fonction du nombre de massifs cellulaires lorsqu'on ajuste cette plante à la plante computationnelle simulée par le modèle standard. On affiche pour chaque paramètre sa valeur relative par rapport à la moyenne des essais afin de pouvoir les comparer entre eux.

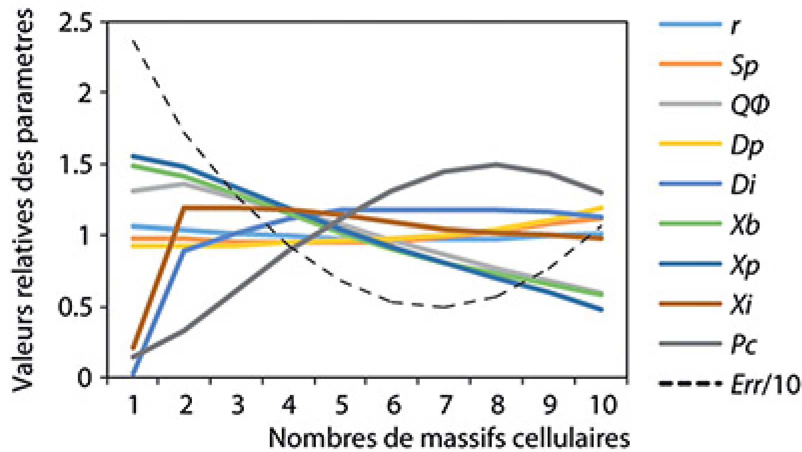



**Figure 14.10.** Évolution des valeurs relatives des paramètres en fonction du nombre de massifs cellulaires. Les paramètres sont relativement stables sauf celui de la croissance secondaire.

L'erreur sur l'ajustement est minimale pour 6 massifs.

### Ajustement multi-stades d'un cotonnier monocaule par le modèle fonctionnel

Fort de cette étude préliminaire, on peut procéder maintenant à l'ajustement des données des cotonniers de la CAU par le modèle fonctionnel et comparer les résultats obtenus avec ceux du modèle standard. Le nombre de massifs cellulaires choisi est de 6. On estime à $t_c$ = 20 CD le temps du fonctionnement d'un massif cellulaire (mis à la même valeur que le temps de fonctionnement de la feuille dans le modèle standard). Il y a 10 paramètres estimés et affichés en tableau 14.4

**Tableau 14.4.** Paramètres sources-puits du cotonnier monocaule (modèle avec puits fonctionnels).

| *r* | *Sp* | *Q0* | $D_a$ | $D_g$ | $D_e$ | $X_a$ | $X_g$ | $X_e$ | $p_c$ | *C* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 85,9 | 6103 | 1,51 | 1 | 0,14 | 0,33 | 3,5 | 2,5 | 4,1 | 17,9 | 2,3 |

L'erreur quadratique sur les 276 données à ajuster est Err2 = 18,9, soit moins que celle du modèle standard (Err1 = 23,3). Il y a 10 paramètres identifiés par la méthode des moindres carrés, dont les valeurs sont affichées en tableau 14.4 :

– *r*, *Sp*, *Q*0, respectivement la résistance, la surface de production et le poids de la graine ;

– $D_a$, $X_a$ la variation du puits et l'expansion du limbe des feuilles (Dl fixé à 1) ;
– $D_g$, $X_g$ la variation du puits et l'expansion du pétiole ;
– $D_e$, $X_e$ la variation du puits et l'expansion de l'entrenœud ;
– $p_c$ le puits des éléments de cernes ;
– $C$ coefficient de calibration des puits.

La qualité des ajustements sur les compartiments et les organes est affichée en figure 14.11.

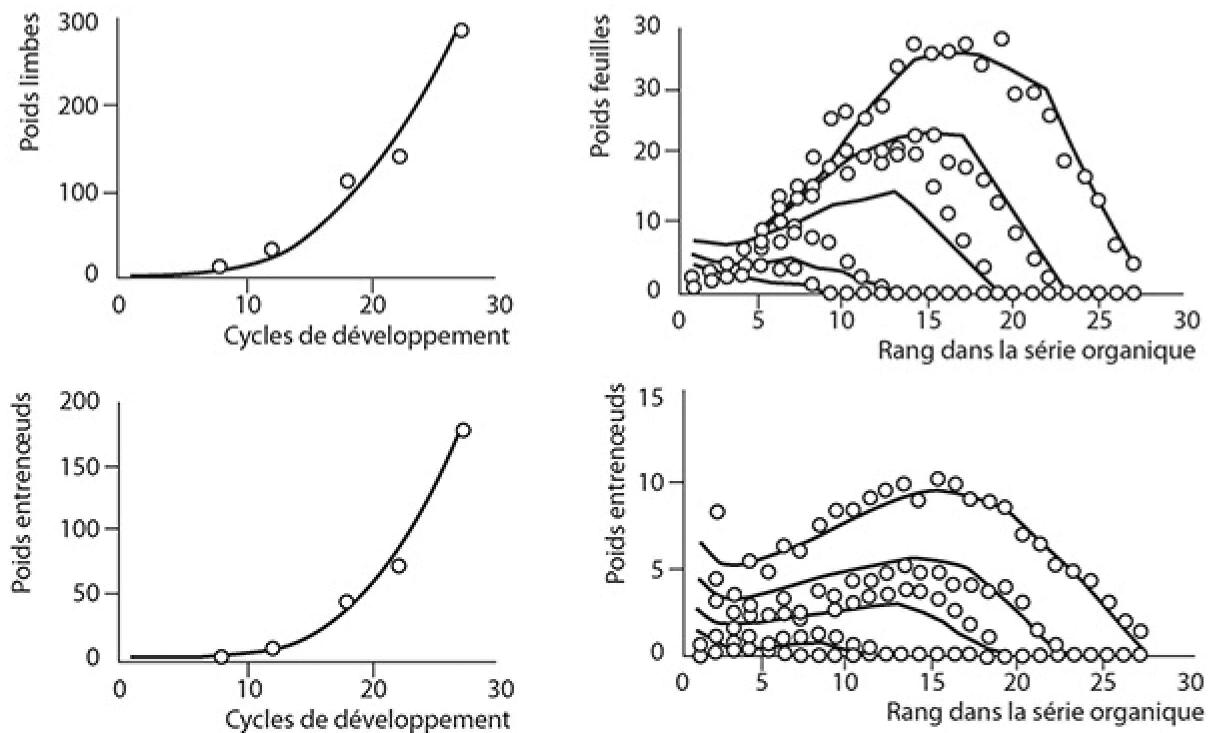



**Figure 14.11.** Ajustement avec 5 stades de développement [8, 12, 18, 22, 27 CD] des compartiments et des séries organiques des limbes des feuilles et des entrenœuds chez un cotonnier monocaule, par le modèle fonctionnel (données Dong Li, CAU).

La croissance secondaire des entrenœuds est nettement visible.

Si l'on compare la figure 14.11 avec la figure 14.7, il apparaît que l'effet de la diminution de l'erreur est visible car les données mesurées et calculées sont légèrement mieux ajustées. Le modèle avec puits fonctionnels dans ce cas précis est donc légèrement plus efficace que le modèle standard avec puits descriptifs et il fonctionne avec deux paramètres en moins.

On remarquera que *r* et *Sp* sont plus grands et que la graine et le puits de l'élément de cerne ont fortement diminué d'un modèle à l'autre. Cela montre que les valeurs de ces paramètres sources-puits qui ciblent la même chose ne sont pas strictement comparables numériquement, bien qu'ils donnent des effets proches en ce qui concerne la production de biomasse et sa répartition dans les organes.

## Ajustement multi-stades d'un tournesol par le modèle fonctionnel

On reprend ici les données du tournesol présentées au chapitre 12. Le tournesol est caractérisé par un important effet de base qui fait évoluer la durée d'expansion $t_x$ des organes en 15 rangs sur la tige de 40 CD à 100 CD. Il est impossible d'ajuster les séries organiques par le modèle standard sans prendre en compte cette variabilité et il semble logique que le temps d'expansion suive le long de la tige l'évolution de *Q/D*. Avec les puits fonctionnels, le poids maximal de l'organe calculé à sa création intègre automatiquement l'effet de *Q/D* et la notion de durée d'expansion disparaît.

**Tableau 14.5.** Paramètres fonctionnels sources-puits du tournesol.

| *r* | *Sp* | Q0 | *C* | $D_a$ | $D_g$ | $D_e$ | $D_f$ | $X_a$ | $X_g$ | $X_e$ | $X_f$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 108 | 1924 | 1 | 0,4 | 1 | 0,45 | 1,123 | 1102 | 134 | 150 | 181 | 3332 |

Les paramètres $D_a$, $X_a$ sont relatifs au limbe, $D_g$, $X_g$ au pétiole, $D_e$, $X_e$ aux entrenœuds, $D_f$, $X_f$ aux bouquets de fruits. Le coefficient *C* sert à la calibration des massifs.

Les paramètres fonctionnels sont bien identifiés à partir des séries organiques (tableau 14.5). Il faut ici fixer empiriquement le nombre de massifs cellulaires à la valeur $n_o = 2$ pour avoir une qualité de l'ajustement comparable à celle fournie par le modèle standard.

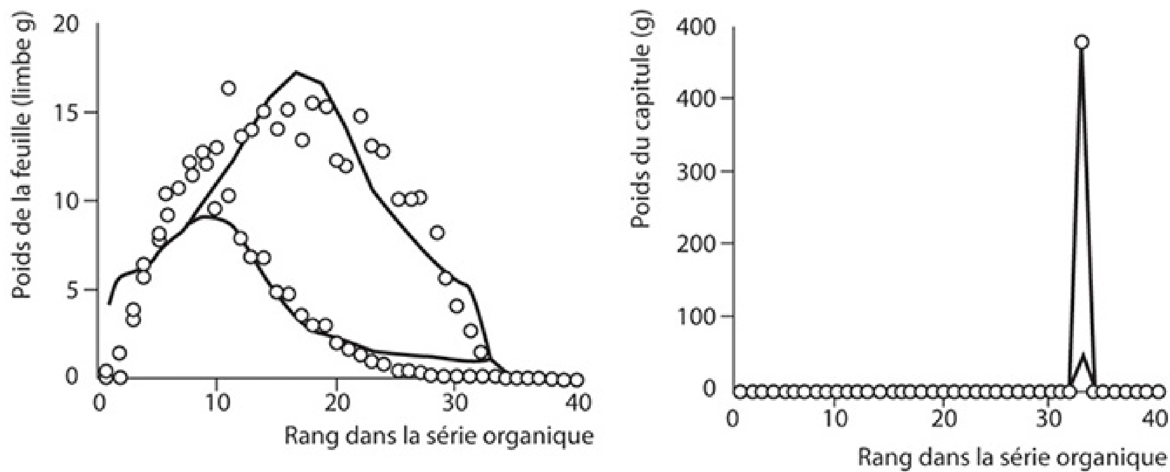



**Figure 14.12.** Ajustement de la série organique des feuilles et du capitule par le modèle fonctionnel (○ = données, tirets = modèle).

Seuls les stades de développement 64 et 120 CD sont affichés. Une seule plante est analysée par stade.

La figure 14.12 montre le bon ajustement multi-stades des séries organiques (seuls les stades 64 et 120 CD sont affichés). Les puits fonctionnels sont donc capables de représenter la croissance d'organes sur des périodes longues d'expansion avec leurs variations.

## Ajustement multi-stades du maïs et du concombre par le modèle avec puits fonctionnels

On reprend ici les données du maïs et du concombre présentées au chapitre 12. Les ajustements de ces plantes par le modèle sont corrects et ne sont pas détaillés ici. Il faut signaler cependant que pour l'expansion des fruits la valeur $b_o$ de l'exposant de la formule 6 est différente de la valeur 1 pour ajuster correctement les séries. Elle est estimée par méthode inverse pour les fruits aux valeurs $b_o = 3$ et $b_o = 2{,}1$ respectivement pour le maïs et le concombre. La valeur $b_o = 1$ étant gardée pour les autres organes (limbes et pétioles des feuilles et entrenœuds). Pour tous les organes, incluant les fruits, on a le coefficient $a_o = 1$.

## Cas des « zigzags » dans les séries organiques chez la tomate

La tomate a été l’élément déclencheur de la nouvelle formulation des puits. Les expériences ont été conduites dans les serres de la CAU par le professeur Zhang. Les tomates ont été analysées à trois stades de développement en prenant soin de choisir des plantes dont les bouquets avaient les mêmes positions sur les tiges, celles-ci pouvant varier d’une plante à l’autre. Un individu par stade de développement a été analysé pour les séries organiques. Les bouquets de fruits sont considérés pour simplifier comme un organe composé. Le schéma de développement est complexe (figure 14.13). Après une phase initiale végétative, la tige produit des modules sympodiaux de trois phytomères. Les deux premiers sont végétatifs et sont constitués d’entrenœuds courts et de grandes feuilles. Le dernier qui est fructifère est constitué d’un entrenœud long et d’une petite feuille. Il porte un bouquet de fruits dont le pétiole est soudé en partie à l’entrenœud végétatif ce qui augmente artificiellement son poids.

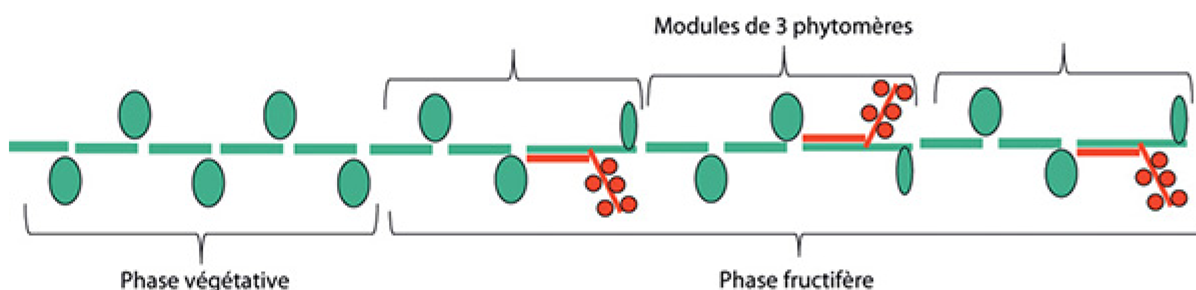



**Figure 14.13.** Schéma de développement d’une tige de tomate monocaule.

Ceci a pour effet de produire des « zigzags » prononcés dans le profil des séries organiques, des feuilles et des entrenœuds. Tout se passe comme s’il y avait une alternance de sous-âges physiologiques au sein d’un module. Les deux premiers phytomères produisant des petits entrenœuds et des grandes feuilles en continuation de la phase initiale végétative, et le dernier produisant un grand entrenœud, une petite feuille et le bouquet.

Avec le modèle standard et en ignorant les différences morphologiques entre les phytomères, la méthode inverse basée sur un seul âge physiologique estime correctement les paramètres sources-puits du système en ajustant les séries organiques (figure 14.14). Mais on constate un bruit important au niveau des données autour des valeurs théoriques, dû au fait que les organes végétatifs homologues d’un même module sont de deux sortes.

L’allométrie de l’épaisseur de la feuille est estimée à $\varepsilon = 0{,}025$, les deuxièmes paramètres des lois bêta des variations de puits sont fixés à 3.

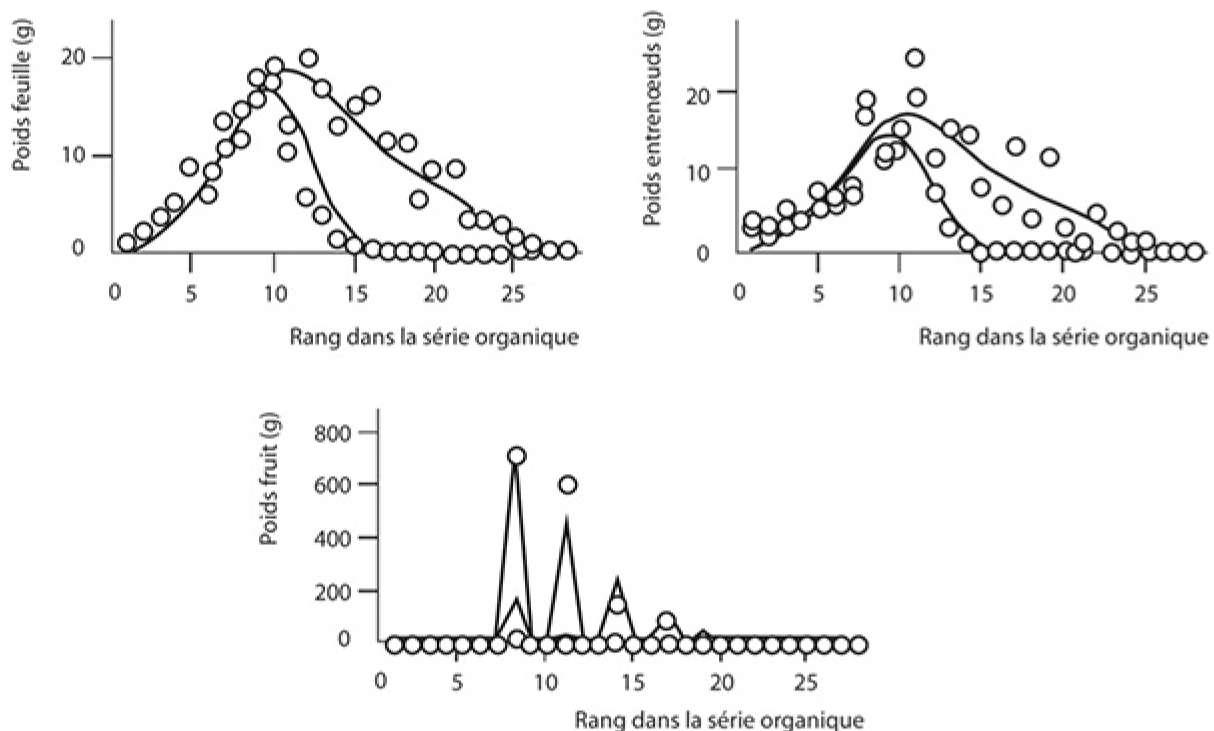



**Figure 14.14.** Ajustement des séries organiques de la tomate (deux stades de développement représentés à 17 et 28 CD) pour les feuilles (limbes) les entrenœuds et le poids des bouquets situés aux rangs 8, 11, 14, 17, 19, 25 sur la tige.

Sur le dernier stade, les mesures sont dispersées autour des valeurs théoriques.

En posant qu’il existe deux sous-âges physiologiques qui donnent des puits différents aux feuilles et aux entrenœuds dans des rapports allométriques, on force le système à suivre ces variations.

La méthode inverse calcule facilement les paramètres qui optimisent ces ajustements (tableau 14.6) et les zigzags des séries organiques sont correctement reconstitués (figure 14.15). Les données de poids racinaires étant connues, le puits des racines est aussi estimé.

**Tableau 14.6.** Paramètres descriptifs sources-puits de la tomate

| $r$ | $Sp$ | $Q0$ | $B_a$ | $B_g$ | $B_e$ | $B_f$ | $p_r$ | $p_a$ | $p_g$ | $p_e$ | $K_e$ | $K_a$ | $p_f$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 13,4 | 2381 | 0,2 | 3,8 | 4,1 | 4,5 | 2,6 | 0,5 | 1 | 1,1 | 0,65 | 1,7 | 0,77 | 28,2 |
| | | | 3 | 3 | 3 | 3 | | | | | | | |

Les feuilles sont décomposées en limbe et pétioles. Les coefficients $K_e$ et $K_a$ calculés désignent les rapports d'allométrie. L'entrenœud et la feuille du phytomère fructifère sont ainsi respectivement 1,7 fois plus gros et 0,77 fois plus petit que leurs homologues des phytomères végétatifs.

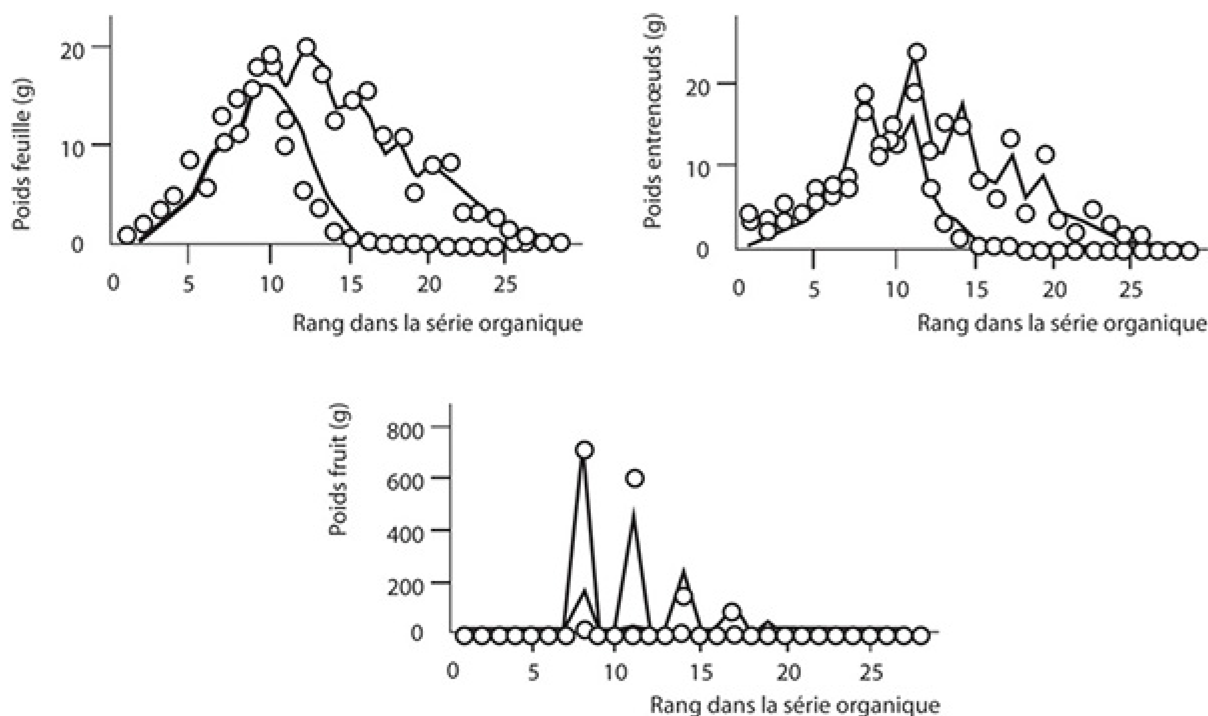



**Figure 14.15.** Ajustements des séries organiques en considérant que la tige est formée de deux types de phytomères. Les zigzags sont correctement reconstitués.

La prise en compte des deux sortes de phytomères restitue les zigzags des séries organiques et améliore donc nettement la qualité des ajustements.

### Analyse de la tomate avec les puits fonctionnels

On ne considère qu'un seul âge physiologique pour les organes feuille ou entrenœud par phytomère. Seul le dernier phytomère d'un module porte un bouquet de fruits. À la création d'un nouveau phytomère, les massifs cellulaires sont en compétition pour la demande. Automatiquement, la création d'un bouquet va réduire l'expansion des feuilles créées en même temps. Cela créera deux différentes tailles de feuilles ; il en sera de même pour les entrenœuds dont celui qui porte le bouquet.

L'ajustement multi stades permet d'identifier tous les paramètres (tableau 14.7).

**Tableau 14.7.** Paramètres fonctionnels sources-puits de la tomate.

| *r* | *Sp* | *Q0* | $D_a$ | $D_g$ | $D_e$ | $D_f$ | $X_a$ | $X_g$ | $X_e$ | $X_f$ | *C* | *Zg* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 17,47 | 2237 | 1,4 | 1 | 1,08 | 0,71 | 27,9 | 10,6 | 10,3 | 10,8 | 27,3 | 0,35 | 0,02 |

Le paramètre *Zg* donne le pourcentage du poids du bouquet qui est entre dans le poids de l'entrenœud (le pétiole du bouquet est soudé à l'entrenœud). Un seul massif cellulaire ($n_o$ = 1) par organe est suffisant pour l'ajustement des données au modèle.

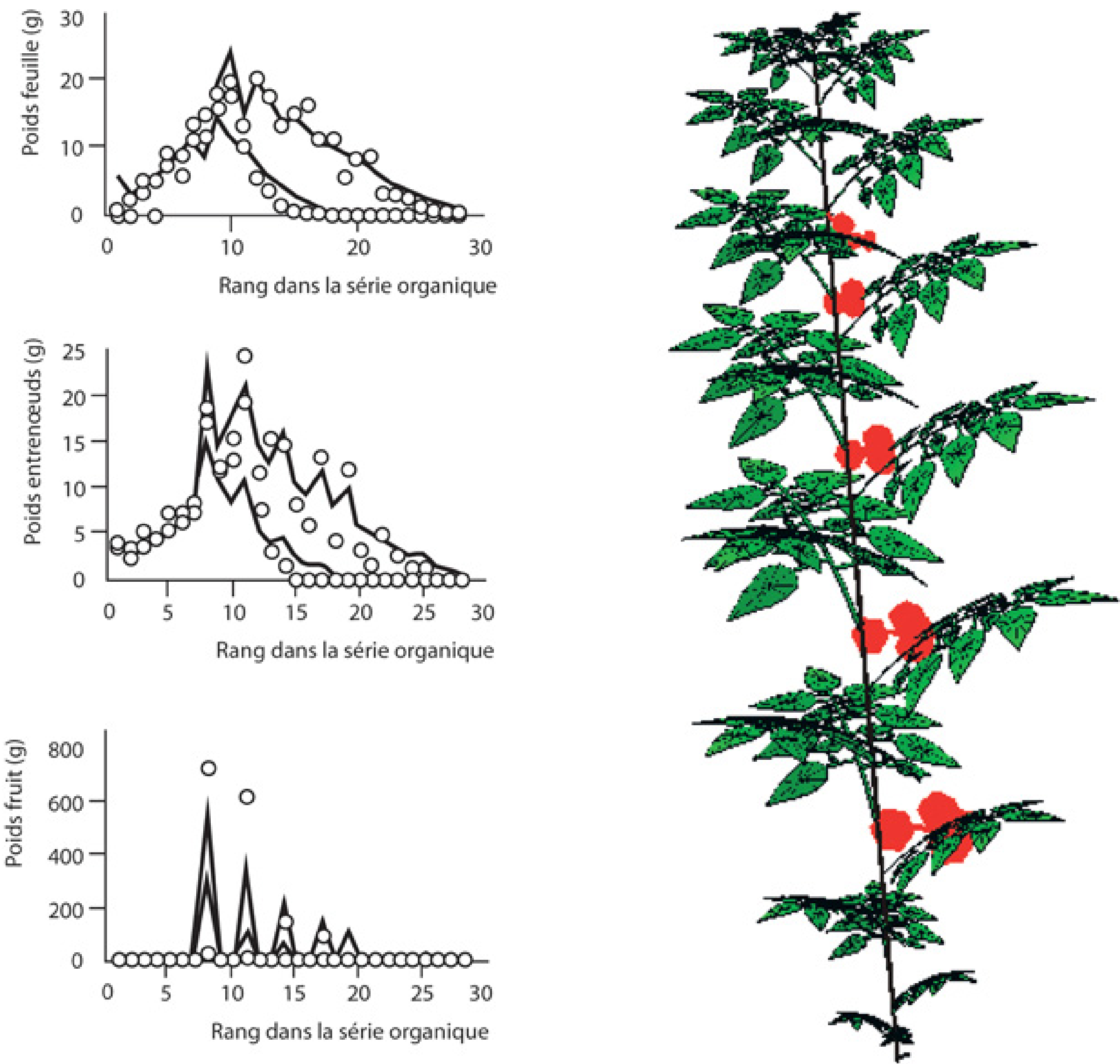



**Figure 14.16.** Ajustements des séries organiques de la tomate avec les puits fonctionnels. Visualisation de la plante simulée (logiciel Gloups).

La figure 14.16 montre que les zigzags des séries organiques sont bien restitués. Les ajustements des bouquets sont moins précis qu'avec les puits descriptifs. Il n'en demeure pas moins que le système fonctionne plutôt correctement.

## Comparaison entre les performances du modèle descriptif et du modèle explicatif et discussion

Le tableau 14.8 présente les erreurs quadratiques dans les ajustements des données par rapport au modèle 1 (standard, puits descriptifs) et au modèle 2 (avec puits fonctionnels).

**Tableau 14.8.** Comparaison de la précision des deux modèles.

| **Plante** | **Erreur modèle 1 - puits descriptifs** | **Erreur modèle 2 – puits fonctionnels** |
| --- | --- | --- |
| Coton | 23,3 | 18,8 |
| Concombre | 38,7 | 32,3 |
| Tournesol | 32 | 74 |
| Maïs | 10,1 | 19,9 |
| Tomate | 13,5 | 31,5 |

Bien qu'il soit difficile de départager visuellement les deux modèles sur les graphiques qui comparent les séries organiques observées et calculées, ce tableau montre que le modèle standard l'emporte sur le modèle avec puits fonctionnels sur le tournesol, le maïs et la tomate, mais cède sur le cotonnier et le concombre. Mais le modèle fonctionnel atteint des performances honorables et dans le domaine écophysiologique, il semble plus intéressant. Il supprime les durées d'expansion des organes qui compliquaient la description des séries organiques, même si les fonctions puits gardaient les mêmes paramètres. Ainsi, c'est bien la même feuille, le même entrenœud, le même fruit qui se reproduit à l'identique le long de la tige, bien que les durées d'expansion peuvent évoluer considérablement dans les séries organiques, comme chez le tournesol, ou faire des zigzags comme chez la tomate. Notons que le changement morphologique d'une feuille de cotonnier par exemple qui est unilobée à la base de la tige, puis devient tri- et enfin penta-lobée (ce qui constitue l'hétéroblastie), ne fait pas pour autant des organes différents du point de vue de la fonction puits. Pour

le concombre et le maïs, il a été nécessaire d'identifier le terme correctif $b_o$ de la formule 6, ce que la méthode des moindres carrés fait facilement pour assurer l'ajustement des séries organiques.

Le modèle de puits fonctionnels n'en est qu'à ses débuts, il est donc perfectible. Ses paramètres devraient être plus intéressants pour le phénotypage et la sélection, car ils sont proches de la description du fonctionnement physiologique. De plus, il doit être plus facile de modéliser l'action des stress sur les avortements d'organes. Il suffit de diminuer en cours de croissance le volume maximum de l'organe $q_{xo}(i)$ calculé à sa création.

## ⏩ Implémentation d'un pool commun de réserves

Dans la version actuelle du logiciel Gloups, le modèle GreenLab possède un pool commun simple sans mise en réserve. À chaque cycle de croissance une quantité de biomasse est fabriquée par les organes photosynthétiques (feuilles, gaines, etc.) et placée dans un pool commun qui est redistribué intégralement dans les organes en expansion. Il n'y donc pas de réserves mobilisables sur plusieurs cycles sauf dans les deux cas suivants :

– au début de la croissance, la graine cède la quantité $Q0$ pour créer la jeune plantule. Celle-ci peut être cédée à la plante soit en un cycle soit au cours de plusieurs cycles. Dans ce cas, la quantité cédée à chaque cycle est censée être formulée comme : $\Delta q0(i) = Q0 \cdot (1 - k_0)^{i-1} \cdot k_0$ qui décroît d'une façon exponentielle jusqu'à ce toute la réserve de la graine soit épuisée. $k_0$ est un coefficient d'amortissement. S'il est nul (cas usuel), toute la biomasse est cédée au moment du premier cycle de croissance ;

– le phénomène de remobilisation (chapitre 6, le riz), permet aux organes de restituer au pool commun une partie de leur biomasse lorsque leur temps de fonctionnement individuel est dépassé.

La règle est donc que toute la biomasse présente dans le pool commun est absorbée par les organes en expansion pendant le cycle de croissance. Si la photosynthèse est supprimée, la croissance s'arrête. Dans le cas d'une

croissance continue, un seul cycle sans photosynthèse suffit à entrainer la mort de la plante.

Dans le cas de la croissance rythmique (les arbres) à l'automne, la biomasse du pool commun est mise en attente, par des pauses structurelles, de la reprise de croissance au printemps suivant (chapitre 5).

Il est possible d'implémenter un système plus souple et de considérer qu'il y a un pool de réserve *Qs* qui se charge en biomasse à chaque cycle de croissance d'une quantité proportionnelle à la production : $Qs(i) = k_1 \cdot Q(i)$ où $Q(i)$ est la biomasse synthétisée au CD $i$. La quantité qui sert à l'expansion des organes est :

$$Qx(i) = (1 - k_1) \cdot Q(i)$$

Si on supprime la photosynthèse, le pool de réserve restitue au pool commun à chaque cycle la quantité : $Qp(i) = k_2 \cdot Qs(i)$.

Cependant, il semble très difficile de valider un tel système par des expérimentations agronomiques. Sur le plan anatomique, les réserves sont sous la forme de grains d'amidon qui sont stockés dans les vacuoles cellulaires en prenant la place de l'eau. Le volume et la densité de la cellule change donc peu et on ne peut pas directement mesurer les réserves par des déformations des volumes des organes. Les profils des séries organiques n'étant pas touchées, on ne peut donc pas estimer le fonctionnement des réserves par méthode inverse. En effet, les ajustements des séries étant de bonne qualité avec un système de pool commun sans réserve, il ne reste pas assez d'information pour raffiner le modèle avec un compartiment de réserves *Qs*. Un tel système avec des paramètres $k1$ et $k2$ ne pourrait pas être identifié à moins de fixer a priori leurs valeurs.

Sans doute des expériences de bouturages ou de tailles seraient de bonne candidates pour étudier l'effet du comportement des réserves. Lors d'un recépage par exemple, la biomasse provient principalement des réserves stockées dans le système racinaire. Les plantes bisannuelles comme la betterave fonctionnent également en grande partie sur leurs réserves durant la deuxième année.

À titre prospectif on a réalisé un sous-programme dans Gloups qui simule le comportement de la plante qui interagit avec un compartiment réserve (figure 14.17).

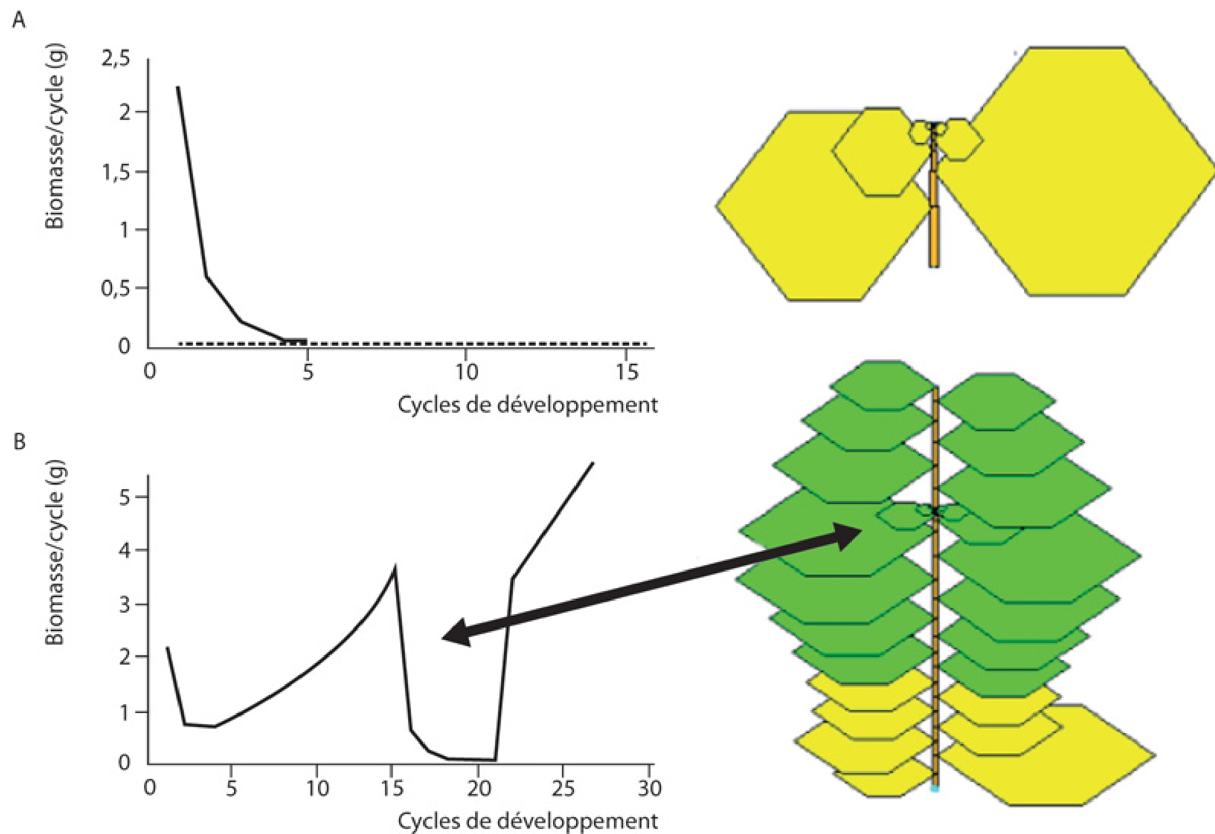



**Figure 14.17.** Simulation avec un pool de réserve.

**a** : croissance d'une plante à partir de la graine sans photosynthèse. La graine se vide d'une façon exponentielle amortie dans le pool commun. La croissance s'arrête rapidement. **b** : la photosynthèse est bloquée entre le 15$^e$ et le 20$^e$ cycle ($E$ = 0). Le compartiment réserve prend le relais et se vide d'une façon exponentielle dans le pool commun. La croissance repart à la hausse quand la lumière revient.

Dans la figure 17(a), la graine se vide progressivement sans relai avec la photosynthèse. Dans la figure 17(b), on supprime la lumière (paramètre $E = 0$) entre le 15$^e$ et 20$^e$ cycle. La croissance continue par inertie quand la lumière s'éteint en empruntant au pool commun puis la photosynthèse reprend au 21$^e$ cycle.

## ⏩ À retenir

Le schéma général de l'organisation des relations sources-puits pendant la croissance d'une plante computationnelle (chapitre 5) est bien défini et n'est guère modifiable. Mais, les fonctions sources et puits peuvent avoir

des formulations variées reposant sur des hypothèses différentes qui peuvent se montrer d'une efficacité comparable en termes d'ajustement du modèle aux données. Les points importants sont d'une part, que la demande et la biomasse synthétisées à chaque cycle soient correctement estimées par méthode inverse avec le modèle et, d'autre part, que les séries organiques reconstituées après la répartition de cette biomasse soient correctement ajustées. Pour autant, toutes les hypothèses ne sont pas aussi pertinentes sur le plan écophysiologique et le choix de la meilleure formulation peut être plus ou moins aisé. Ainsi une première formulation du fonctionnement de la feuille basée sur le lien entre la transpiration et la photosynthèse via la résistance hydraulique de l'architecture a été abandonnée, car, malgré la qualité des ajustements du modèle source aux plantes, ce dernier, de plus seulement adapté aux herbacées, ne permet pas le passage de la plante au peuplement.

Le modèle source adopté dans GreenLab tel qu'il a été présenté au chapitre 5 n'améliore pas particulièrement les ajustements aux données, mais il replace GreenLab dans le cadre agronomique des modèles de culture, avec lesquels il est compatible (chapitre 13). Il permet ainsi le passage de la plante au peuplement et la modélisation fine de la compétition spatiale au niveau individuel grâce à la notion de surface de production *Sp* qui est validée dans les diverses expériences agronomiques où le modèle est testé.

Les deux modèles de fonction puits (descriptifs et fonctionnels) sont plus difficiles à départager. Tous les deux assurent sur les plantes étudiées une répartition correcte dans la structure végétale de la biomasse synthétisée, mais à partir de points de vue différents.

Le premier point de vue du modèle standard, qui est descriptif, se base sur l'évolution de la force de puits d'un organe au cours de son expansion en fonction du temps thermique, ce qui est en accord avec les connaissances agronomiques. Dans des expériences en serres sur des fruits de tomate ou de poivron dont les accroissements en poids sont suivis individuellement, cette évolution peut être mesurée précisément et ajustée à des lois empiriques (Gompertz, bêta,…). Elle peut être estimée également de façon indirecte par méthode inverse à partir des séries organiques prises sur les plantes et le modèle GreenLab retrouve par le calcul précisément l'évolution de la force du puits déduite des mesures. La durée d'expansion

d'un organe est un paramètre important du modèle qu'il faut mesurer ou savoir estimer. Elle évolue souvent le long d'une série organique (effet de base). Néanmoins, la méthode a été bien adaptée aux expériences agronomiques et se montre praticable sur toutes les plantes étudiées dont les fonctions puits ont pu être formulées précisément. C'est celle qui a cours dans le modèle standard simulé par les logiciels GreenScilab, Digiplante et Gloups.

Le deuxième point de vue, qui vise à être plus explicatif, essaie de se rapprocher du fonctionnement. Un organe à sa création est initié par un massif cellulaire dont le volume dépend de son type et de *Q/D* (via un facteur $C \cdot D_o$). Le volume maximum qu'il peut atteindre dépend d'un taux de dilatation $X_o$ qui affecte les cellules propres à son type. Ce volume sera atteint plus ou moins rapidement sous la dépendance d'un taux d'expansion $D_o$. Ainsi, la force du puits n'est plus décrite par une loi empirique qui suit son évolution, mais par une équation différentielle. Les paramètres du modèle explicatif sont identifiés par méthode inverse aussi efficacement que ceux du modèle descriptif et les ajustements aux données sont comparables. Le deuxième modèle a toutefois l'avantage de supprimer la durée d'expansion, car les organes s'arrêtent de grossir quand ils atteignent le voisinage de leur volume maximum : l'effet de base sur les temps d'expansion est ainsi simulé de manière mécaniste sans avoir à être imposé par une liste de temps d'expansion donnée en entrée de la simulation. Sur la tomate, les « zigzags » des poids des entrenœuds et des feuilles dans les séries organiques sont restitués sans qu'il soit nécessaire de forcer le modèle à détailler des types de phytomères en sous âges physiologiques. Il semble aussi plus facile de modéliser les avortements des fruits en cours d'expansion sous l'action de stress avec ce modèle explicatif. Enfin, d'un point de vue génétique les paramètres $C$, $D_o$, $X_o$ sont plus faciles à conceptualiser que les paramètres de la loi bêta. Cependant, l'étude du comportement du modèle est plus compliquée, elle reste à faire et se situe dans un cadre purement mathématique.

Malgré cet inconvénient, il serait judicieux, à terme, de remplacer le modèle de puits descriptif actuel par le nouveau modèle explicatif pour mieux se rapprocher du fonctionnement végétal au lieu de le décrire. Les paramètres, plus représentatifs de fonctions biologiques, devraient se montrer encore

plus stables et plus adaptés à la sélection végétale ou à l’optimisation des itinéraires culturaux.

# Chapitre 15

# Calibration, implémentation et mise en œuvre du modèle GreenLab

Marc Jaeger

Le développement des modèles autour de la structure et du fonctionnement végétal ne peuvent se diffuser sans être fortement appuyés par leur implémentation.

Ce chapitre porte sur les spécificités des applications logicielles intégrant des modèles structure-fonction comme le modèle GreenLab. La nature et le dimensionnement des paramètres impliqués dans ce modèle comme dans bien d'autres répondent à des contraintes particulières. Générer une structure de graphe est complexe et cela impose des choix dans l'implémentation. Un cadre d'outils doit être défini, et illustre le fait que la simulation n'est qu'un volet dans les développements informatiques dédiés aux travaux de recherche. Réciproquement, un même formalisme et son implémentation peuvent couvrir des besoins variés et contribuer à la définition de diverses applications commerciales.

Ce chapitre expose aussi l'implémentation proprement dite du modèle GreenLab en développant les aspects de simulation, dans la version 2015. Des aspects particuliers dans la mise en œuvre pratique du modèle GreenLab permettent d'illustrer quelques éléments caractéristiques des outils d'analyse, de calibration et d'optimisation.

Enfin, dans un encadré conclusif, ce chapitre propose un rapide historique des simulateurs de croissance développés au sein de l'unité Amap, en tant que témoins des avancées méthodologiques (sur le formalisme comme en génie logiciel) mais aussi technologiques.

## ⏵⏵ Éléments de réalisation d’outils logiciels de simulation des plantes

L’usage d’outils logiciels s’impose dans la simulation et la représentation de modèles de plantes. Ils couvrent des besoins divers selon les études menées et visent des objectifs concomitants :

– ils sont, avant tout, des moyens de communication. Ils aident à échanger, construire des dialogues, faire comprendre le modèle auprès de tiers (Jaeger *et al.*, 1991) ;

– ils sont, en interne, la seule façon de vérifier le bien-fondé de l’approche. Le modèle ne peut être évalué qu’en le confrontant avec les données du réel. Sa complexité, comme nous le verrons ci-dessous, impose une implémentation informatique avec ses tests (Kang *et al.*, 2012) ;

– avec l’ajout de fonction de représentations de résultats, sous la forme de tables, de courbes associées à des outils d’exploration des calculs, de représentation 3D, les outils logiciels permettent de mesurer quantitativement et qualitativement les sorties des simulations et de faciliter les interprétations des cas d’études, réels ou théoriques (Dauzat *et al.*, 2008) ;

– les outils logiciels capitalisent les acquis souvent obtenus avec le concours de partenaires. Ils permettent l’étude de nouveaux cas et constituent des moyens de valorisation des savoirs et compétences (Jaeger *et al.*, 1992), (Soler *et al.*, 2003) ;

– enfin, l’implémentation du modèle pose des difficultés algorithmiques qui contribuent parfois à de nouvelles avancées sur le modèle lui-même. Ainsi, l’usage d’instanciations pour limiter les coûts de calculs et de mémoires a favorisé la formalisation de la notion de sous-structures (Yan *et al.*, 2002 ; Cournède *et al.*, 2006) (chapitre 5).

À l’instar de nombreuses applications numériques, on peut différencier les outils de saisie et d’analyse de données (terrain), des outils de traitement comme la simulation ou la calibration et des outils de restitutions comme les visualisations de propriétés ou des structures. Nous illustrerons cette distinction ultérieurement. L’originalité des outils logiciels réside principalement dans la complexité des outils de traitement, qui doivent à la fois implémenter le formalisme employé (avec une dynamique de

croissance) tout en restant d'une complexité abordable tant en mise en œuvre qu'en temps de calcul. Cette complexité couvre deux volets distincts mais interdépendants. Le premier est lié au dimensionnement de l'implémentation du modèle, le deuxième, est lié aux grandeurs manipulées qui sont inscrites dans une structure à construire pas à pas en choisissant un parcours spécifique. C'est ce que nous détaillons dans les deux points suivants.

## Complexité et dimensionnement des grandeurs simulées

Dans l'apprentissage pratique du modèle GreenLab, il est souvent demandé aux étudiants de dérouler « à la main » le modèle sur un cas d'école, simple, le modèle de Corner. Ce modèle est limité à un unique axe de développement et un unique âge physiologique. Cela constitue déjà un exercice de choix. Dans cet exercice, une seule dimension est considérée, celle du temps, défini par le cycle de développement.

L'extension d'une telle étude analytique aux structures ramifiées et stochastiques n'est clairement pas envisageable. Le passage à la simulation est dès lors incontournable. La complexité de l'architecture, en nombre d'organe impliqués, en termes de relations topologiques et de relations chronologiques devient en effet trop importante.

Cette complexité provient des dimensions des éléments impliqués dans la construction de la structure. Lorsque l'on considère un état particulier (à un instant *t*) d'un système formel ou informatisé implémentant le modèle GreenLab, on indexe les phytomères selon 4 grandeurs principales :

– l'âge physiologique (chapitre 1) ;
– l'âge chronologique (ou âge ontogénique), exprimé en nombre de cycles de développement ;
– un index stochastique (chapitre 4) ;
– le niveau de réitération (chapitre 1).

Selon le cas, on peut également intégrer des grandeurs liés à la structure ; dans le cas d'inflorescences, c'est une distance topologique à partir de la graine ou à partir de la fin d'axe qui est utilisée (chapitre 5).

Les principales grandeurs décrivant l'état d'une simulation sont indexés, pour chaque compartiment d'organes (entrenœuds, feuille, fruit mâle, fruit

femelle, racines,…), selon ces quatre grandeurs que l'on peut considérer comme indépendantes. Une écriture matricielle de dimension 4 est un support naturel minimal de l'implémentation du modèle GreenLab.

Indépendamment des aspects topologiques, les modèles sont dynamiques, et les relations décrivant l'évolution des organes sont des fonctions continues telles les lois bêta, dont l'expression n'est pas simple à calculer.

Malgré les progrès constants de la technologie, les ressources en mémoire peuvent rapidement être limitantes. Si l'ensemble des phytomères doivent être accessibles pour l'ensemble des dimensions limitatives, on arrive à saturation du potentiel de calculateurs performants. Le tableau 15.1 ci-dessous illustre cette explosion sur une architecture ramifiée simple.

**Tableau 15.1.** Évolution du nombre de phytomères et temps de calculs pour un arbre théorique simple.

| **N° simulation** | **CD** | ***Nφ*1** | ***Nφ*2** | ***Nb*** | ***Taxd*** | ***Tstr*** | ***Tfn*** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 5 | 25-25 | 80-100 | 196 | 7,5 | 28,5 | 53,9 |
| 2 | 9 | 45-45 | 240-295 | 568 | 12,1 | 100,9 | 257,3 |
| 3 | 12 | 60-60 | 335-495 | 973 | 15,4 | 216,7 | 534,8 |
| 4 | 15 | 75-75 | 520-695 | 1486 | 18,6 | 398,2 | 1098,0 |

Chaque ligne reporte une simulation stochastique effectuée pour 70 individus. CD spécifie le nombre de cycles de développements. Les unités de croissances comptent 6 tests de croissance pour les 2 âges physiologiques. *N*1 et *N*2 spécifient respectivement les nombres (min et max) de phytomères créés respectivement à l'âge physiologique 1 et 2. *Nb* indique le nombre de phytomères testés (ceux créés plus les pauses). *Taxd*, *Tstr* et *Tfn* spécifient les temps de calculs (en ms) pour générer les axes de développement (voir section 2), les structures, et le fonctionnement pour les 70 individus.

## Aspect procédural et dynamique : le parcours des structures ramifiées

Le formalisme du modèle GreenLab se prête bien à l'usage de procédures itératives, pour ne pas dire récursives. La structure portant les organes est construite selon les cycles de développement. En fait, dans l'implémentation du modèle mathématique GreenLab, la représentation informatique interne de la structure de la plante peut être fort éloignée de celle suggérée par le formalisme ou l'établissement de la structure au sens botanique dans la réalité.

En informatique, la notion d’arbre est connue et s’appuie principalement sur une définition issue de la théorie des graphes, et construite à partir de nœuds et d’arêtes liant ces derniers. Dans un tel arbre, chaque nœud dispose d’un lien (une arête) vers un nœud père, unique, et vers des nœuds fils (droite et gauche dans un arbre binaire). Il existe un nœud, unique, sans père : la racine, et des nœuds sans fils : les feuilles.

On différencie le parcours de ces arbres depuis la racine selon deux modalités : le parcours en largeur et le parcours en profondeur. Dans notre cas, plusieurs types de parcours de profondeur sont spécifiés, du fait de la hiérarchie inhérente aux structures végétales induite par les âges physiologiques conduisant à des axes dominants (tronc *versus* branches et rameaux).

La difficulté de l’implémentation des simulateurs vient du fait qu’il faut parcourir une structure qui est construite au fur et à mesure. Le choix entre parcours en largeur et en profondeur conduit à une approche de simulation et donc une algorithmique totalement différente.

Dans le parcours en largeur, la structure est construite à tous les âges de développements, et on peut choisir d’arrêter ou de prolonger la simulation à tout moment. Dans ce parcours, il faut disposer de l’ensemble des nœuds (des méristèmes) en mémoire pour contribuer à l’évolution de la structure. Si l’on inclut des effets mécaniques (courbure des axes), c’est l’ensemble des phytomères qui est concerné.

À l’inverse, dans un parcours en profondeur, il faut se donner l’âge final de développement. On va établir des chemins allant de la racine aux axes terminaux, donc en avançant dans le temps. En termes de simulation, cela revient à dire que l’on effectue des allers-retours à différentes dates pour construire la structure. Différentes méthodes peuvent être employées pour construire des chemins optimisés. Soit, c’est la minimisation du volume de données qui est privilégiée, en suivant et en traitant prioritairement les ramifications : c’est le parcours préfixé. Soit, on exploite au mieux les duplications, en explorant les ramifications mais en ne traitant que celle que l’on a fini d’explorer : c’est le parcours postfixé. Ces deux types de parcours sont classiques en informatique. L’introduction des âges physiologiques, ou plus précisément de la notion d’ordre de ramification, conduit à un autre parcours de profondeur, dit « par ordre ». Dans ce

parcours, la structure est construite et explorée par ordre croissant : le tronc, les branches issues du tronc, etc., pour terminer par les rameaux ultimes. Les avantages des parcours en profondeur sont liés aux faits que le recours à la sauvegarde de l'ensemble de la structure n'est pas nécessaire, et il est possible de travailler assez simplement sur des notions de sous-systèmes intégrés.

En pratique, à l'examen des avantages et inconvénients des divers parcours, il résulte qu'il n'y a pas de parcours « optimal » dans l'implémentation. Dans nos développements, nous avons systématiquement privilégié le parcours le plus économe, c'est-à-dire en préfixé. Le parcours en largeur fut exploré pour la simulation de gènes (voir ci-après). Enfin, si certaines applications graphiques avec le parcours en profondeur ont été développées, rappelons que la visualisation s'effectue a posteriori, donc en toute connaissance de la complexité de la structure à représenter.

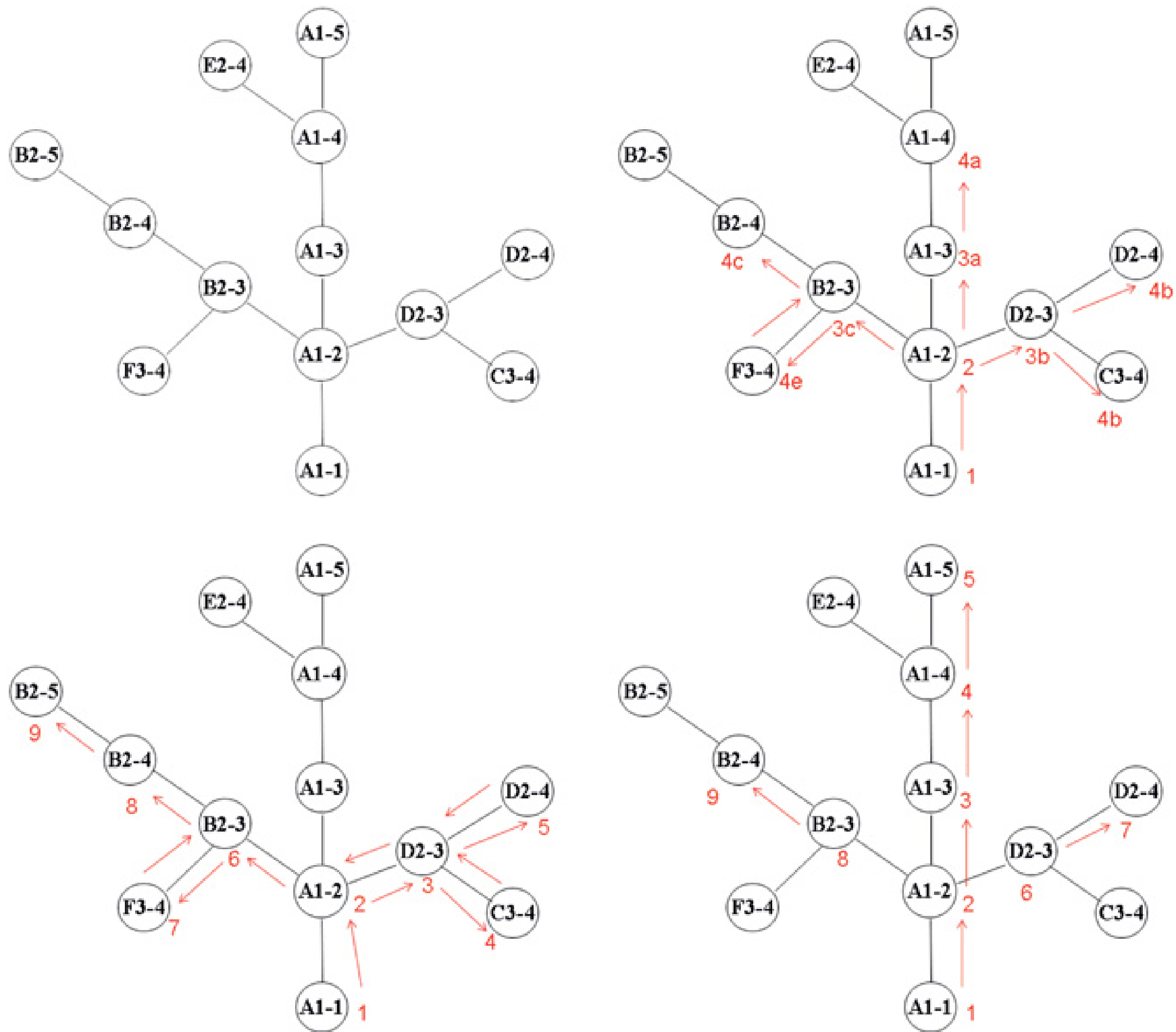



**Figure 15.1.** Représentation schématique de parcours en largeur et en profondeur.

**En haut, à gauche** : une topologie à parcourir. La première lettre identifie un axe. Le chiffre qui suit détermine l'ordre de ramification (ou un âge physiologique). Le troisième chiffre définit la date d'apparition dans la structure (l'âge ontogétique). **En haut, à droite** : le parcours en largeur, qui reflète la dynamique de la mise en place des nœuds de la structure. Le numéro en rouge spécifie l'étape à laquelle le nœud est parcouru (ou construit). Dans ce parcours, des nœuds peuvent être construits simultanément (par exemple 3a, 3b, 3c). **En bas, à gauche** : le parcours en profondeur ordre préfixé construit en privilégiant systématiquement la ramification. **En bas, à droite** : le parcours en profondeur hiérarchisé, construit en privilégiant systématiquement l'axe sur lequel on se trouve. Les parcours en profondeur sont déconnectés de la temporalité de la dynamique de la mise en place de la structure.

## Outil central et outils périphériques

L'implémentation d'un modèle structure-fonction tel que GreenLab est une tâche qui impose le développement de plusieurs outils au sein d'une même application. Le déroulement du modèle pour une application particulière demande de construire au préalable les jeux de paramètres adéquats. Réciproquement, en sortie, les utilisateurs doivent pouvoir interroger les résultats de simulations, sous des formes qualitatives (visualisation des structures) et quantitatives (sous la forme de courbes, par exemple).

La construction de scénarios, consistant à faire varier un jeu restreint de paramètres pour améliorer une sortie selon certains critères, impose des boucles de rétroactions entre l'édition des paramètres, la simulation, l'extraction des résultats.

En fait, la définition du jeu de paramètres décrivant un cas réel est proche d'un scénario d'optimisation. La calibration des paramètres est un processus de convergence entre certaines mesures du terrain et certaines sorties des simulations. Elle s'effectue selon une boucle type : choix du jeu de paramètres à affiner, modification des paramètres selon un algorithme d'optimisation, simulation du modèle afin d'obtenir un jeu de données simulées équivalentes aux données expérimentales, évaluation de la convergence.

L'implémentation du modèle ne se limite donc pas à un simple codage informatique du formalisme mathématique, elle s'accompagne d'un ensemble d'outils en amont et en aval de la simulation (figure 15.21). En amont, on trouve des éditeurs de paramètres que l'on renseigne à partir de l'analyse de mesures ou par estimation au terme de la calibration. En aval, on dispose d'outils d'exploration des résultats, jusqu'à la représentation explicite de la plante simulée (chapitre 17).

## Diverses implémentations du formalisme GreenLab

Les premières implémentations du modèle dynamique de croissance des plantes et d'interaction architecture-environnement GreenLab est apparenté aux modèles de simulation de chaque organe des plantes (Amap-Gro). Dans les faits, son implémentation est totalement distincte des lignées précédentes, car il explore plus particulièrement les aspects algorithmiques sous des formes plus formelles et autorise les interactions plante-environnement. Intégrant l'architecture et le fonctionnement de la plante,

ces outils ambitionnent d’appliquer en agronomie et en foresterie des méthodes rigoureuses de caractérisation du fonctionnement de la plante et d’adapter les méthodes d’optimisation et de contrôle de l’automatique à la gestion des itinéraires culturaux (irrigation, éclaircie, taille, etc.).

## Générations des implémentations du modèle GreenLab

Le développement du formalisme GreenLab s’est appuyé dès son origine en 1998 sur les environnements de calcul scientifique matriciel, et plus particulièrement sur l’environnement Matlab(R) distribué par MathWorks et sur son environnement concurrent libre, Scilab (http://www.scilab.org/).

Ces environnements permettent des développements rapides, proches du formalisme, exploitant l’écriture matricielle bien adaptée au modèle GreenLab. Ils ont permis l’apparition de plusieurs générations de modèles, que l’on code GL1 à GL5. Cette classification reflète une complexité croissante des approches, introduisant tour à tour des aspects stochastiques et la rétroaction du fonctionnement sur la structure :

– GL1 est le modèle dit de base, déterministe, avec une croissance continue ;
– GL2 est la version stochastique du modèle GL1 ;
– GL3 est le modèle GL1, mais intégrant la rétroaction du fonctionnement sur le développement de la structure ; la rétroaction étant principalement conditionnée par des seuils du ratio production disponible/demande ;
– GL4 est la version stochastique du modèle GL3 ;
– les modèles GL5 sont une refonte profonde de l’approche, basée sur un synchronisme temporel fin ; il gère en particulier la croissance rythmique des arbres avec leurs unités de croissance. À l’image de la génération GL1-GL4, on peut distinguer les versions déterministes et stochastiques. L’approche de la rétroaction est cependant abordée différemment dans GL5 (chapitre 6), elle ne s’exprime pas de la même manière que dans les générations précédentes, les versions GL5-3 et GL5-4, dont les développements sont aujourd’hui balbutiants, présentent un volet générique qui devraient relayer les versions déterministes et stochastiques simples à des cas particuliers.

En 2016, dans ces environnements, seuls persistent deux outils principaux :

– GreenScilab (GL3) qui est un outil libre, dédié à l'enseignement et la formation, avec des jeux de données de tests. Cet outil libre s'appuie sur l'environnement Scilab. L'application peut être téléchargée depuis le site Scilab ou bien celui du projet C-Plant (GreenLab en Chine). Il n'est cependant plus maintenu à ce jour, compte tenu des développements opérés sur GL5 ;
– Gloups GL5 est la version de recherche la plus avancée. Cette version permet à la fois d'aborder les modèles déterministes et stochastiques.

Ces deux applications comprennent un ensemble d'outils pour paramétrer, simuler, calibrer et optimiser.

Cependant, la spécificité des environnements de programmation scientifiques tels que Matlab ou Scilab ne permet pas une forte montée en charge, tant en termes d'espace mémoire qu'en terme de vitesse d'exécution. Cela interdit la simulation sur un grand nombre de phytomères tels qu'un arbre adulte peut présenter. Ainsi, des versions conçues dans des langages généraux (C, C++, java) ont été développées, dont les principales sont :
– l'outil Digiplante piloté par l'équipe Digiplante de l'École centrale Supélec (anciennement École centrale de Paris). Cet outil donnera naissance à l'environnement de développement dgpSDK (voir ci-après) permettant entre autre la simulation et visualisation de scènes 3D à partir du modèle GreenLab ;
– le simulateur QingYuan, piloté par le Casia (Hua *et al*., 2011a et b) ;
– l'opérateur Gloups en java sous Xplo, piloté par l'unité Amap (Feng *et al*., 2010 et Griffon, 2012).

Le tableau suivant résume les propriétés des diverses implémentations.

**Tableau 15.2.** Les principales implémentations opérationnelles du modèle GreenLab

| **Nom** | **Environnement** | **Version** | **Diffusion** | **Langage** | **Auteur** | **Usage** | **Url** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| GreenScilab | Windows | GL1 | gratuiciel | Scilab | CASIA | Education | Gre |
| Xplo (module GreenLab) | Tout Os - Java | GL1 | gratuiciel | Java | Cirad - Amap | Recherche | Xplo |
| Digiplante dgpSDK | Multi-plateforme | GL3 | contractuel | C++ | ECP | Recherche | digi soft |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Gloups | Windows et Linux | GL5 | gratuit pour partenaires | Matlab | Cirad - Amap | Recherche | Glou |
| QingYuan | Windows | GL3 | contractuel | QT/C++ | CASIA | Recherche | |

## GreenScilab

GreenScilab est un outil développé par MengZhen Kang et Qi Rui (Kang *et al.*, 2006) à l'Institut d'automatique de l'Académie des sciences de Chine. L'outil est écrit dans l'environnement Scilab. Il est particulièrement efficace pour des plantes à structure simple et propose des jeux de données calibrées sur des plantes d'intérêt agronomique à partir de mesures terrain. On y trouve ainsi des fichiers paramètres permettant la simulation de plants de tomates, de concombre, de caféier, de maïs, etc.

La version 0.9 peut être téléchargée avec les fichiers de données depuis l'adresse suivante : http://greenlab.cirad.fr/GLUVED/html/P3_Tools/Tool_GreenScilab.html

L'outil dispose d'une interface simple mais fonctionnelle. Son usage de prédilection est l'enseignement.




**Figure15.2.** Interface principale de GreenSciLab.

## Gloups

Gloups (GreenLab Operator and Universal Plant Simulator) est un outil développé par Philippe de Reffye dans l'unité Amap du Cirad. Son code est

développé dans l'environnement Matlab et peut tourner sur tous les systèmes supportant les versions Matlab 9.0 et au-delà.

Gloups est un prototype de recherche. Il implémente l'ensemble des avancées récentes de modélisation et permet la calibration des paramètres selon les moindres carrés à partir des données expérimentales. L'application est accessible à la communauté scientifique *via* des partenariats de recherche. Cette application et les principes de son implémentation sont détaillés ci-dessous.

## QinYuan

QingYuan est développé par l'ingénieur de recherche Hua Jing (Institut d'automatique de l'Académie des sciences de Chine). Cet outil (Hua *et al.*, 2011a et b), autonome est construit dans l'environnement *Qt* (http://www.qt.io/) avec le langage C++. Cette application est performante et couvre les versions GL1 à GL4. Les avancées plus récentes (GL5) sont en intégration (Hua, 2011c). L'application comprend des éditeurs de saisie de paramètres et de multiples sorties, y compris en 3D.

L'application QingYuan a déjà été employée sur de multiples études agronomiques (coton, tournesol, blé, riz, poivron, tomate, chrysanthème,…) et forestières (pin, peuplier, etc.). Son usage débute pour la représentation de scènes végétales virtuelles.

La distribution de l'outil s'effectue selon des partenariats contractualisés. Pour en savoir plus : http://www.greenlab.org.cn/cPlant/software.html.

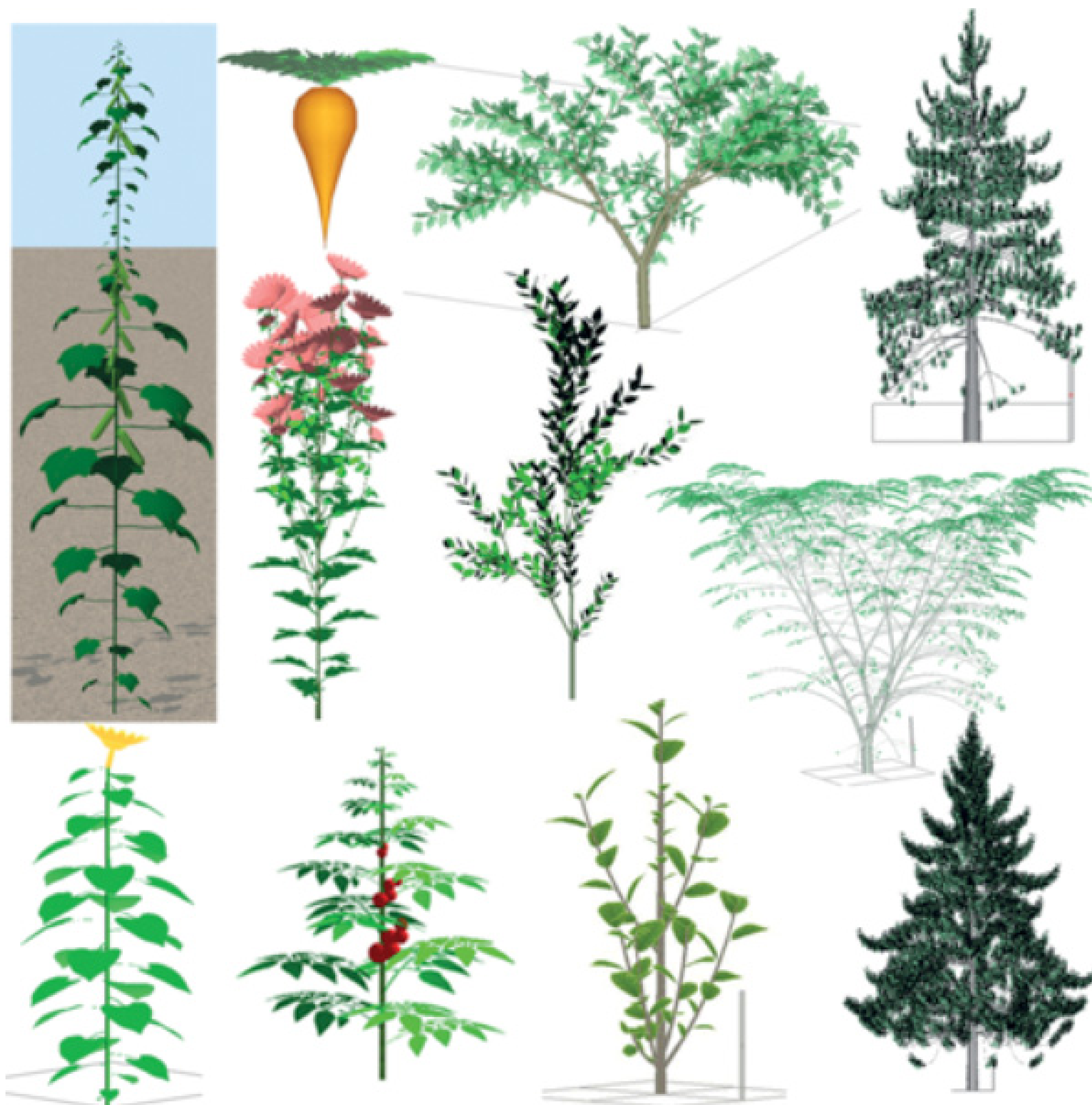


**Figure 15.3.** Quelques représentations simulées issues de l'application QingYuan.

## Digiplante, dgpSDK et PyGMAlion

Au sein de l'équipe Digiplante, des travaux de développements ont permis la création de deux logiciels centrés sur l'utilisation du modèle GreenLab : l'outil Digiplante et l'outil dgpSDK.

Digiplante est un logiciel développé en C++ avec une interface graphique permettant la simulation, calibration et visualisation du modèle au moyen d'une interface graphique. Cet outil n'est disponible que sur Windows.

Après quelques années, certains constituants de ce logiciel ont été découplés. Cette décomposition à donner naissance au dgpSDK (Digiplante Software Development Kit) qui est un ensemble de librairies et d'applications multiplateformes, également développés en C++, implémentant le modèle GreenLab. Développé initialement pour la simulation de plantes individuelles, cet outil permet aujourd'hui de simuler la croissance de peuplements sur de larges scènes, en prenant en compte leurs interactions (en jouant notement sur le paramètre Sp du modèle GreenLab). Ces outils, initialement axés autour du modèle GreenLab, ont permis d'améliorer la maîtrise de la chaîne de travail de modélisation (modélisation, analyse de sensibilité, calibration, analyse d'incertitudes) et ont mené à la création d'un outil dédié à l'étude de l'ensemble des systèmes dynamiques discrets stochastiques nommé PyGMAlion (Cournède *et al.*, 2013).

Actuellement, seul QingYuan adapte (partiellement à ce jour) les fonctionnalités GL5. La version Gloups (Matlab) reste pour l'heure l'unique implémentation explicite et complète du formalisme présenté dans cet ouvrage.

## ⏩ GreenLab operator and universal plant simulator (Gloups), dernière génération d'outils basés sur la méthodologie GreenLab

Dans cette section, les divers outils que l'on emploie dans les applications exploitant le formalisme GreenLab GL5 sont décrits. Les principes du simulateur et du programme de calibration sont ensuite détaillés. Les aspects liés à la géométrie et à la visualisation seront décrits dans un chapitre dédié (chapitre 17).

### Organisation de Gloups : les différents outils de simulation, de calibration et outils périphériques

L'implémentation du modèle GreenLab est composée de deux modules principaux.

Le premier, GL5S, est un simulateur ; il permet le calcul stochastique de la structure et de la production d'une distribution de représentants végétaux à un âge donné.

Le deuxième outil, GL5A, permet l'estimation des paramètres du modèle, selon deux algorithmes : les moindres carrés généralisés ou le recuit simulé. La nature des paramètres à identifier et les données nécessaires à l'identification sont fournies par un fichier cible dont la trame peut être générée par le simulateur, pour divers âges correspondant à des mesures observées et mesurées.

Il va de soi que GL5S et GL5A partagent de multiples fonctions internes. Dans l'implémentation actuelle de ces outils, sous l'environnement Matlab, les deux outils sont développés dans le même contexte et le même environnement informatique. De nombreuses fonctions sont communes et peuvent être mobilisées soit pour la simulation soit pour les estimations.

Enfin, lorsque l'on désire une calibration fine des éléments structuraux, on peut mobiliser un outil spécifique, Gloups_Dev, qui estime les paramètres de développement à partir de mesures structurelles.

Autour des modules de traitement, on trouvera classiquement un environnement avec des outils spécifiques dédiés aux entrées, et réciproquement aux sorties des traitements.

Les entrées sont décrites par des fichiers textes simples, composant ainsi des fichiers de paramètres que l'on peut renseigner par des tableurs, des éditeurs génériques ou des éditeurs spécifiques. Par exemple, ExxEditor développé par l'École centrale de Paris peut être employé (http://dgp-public.gforge.inria.fr/fr/). C'est un éditeur de paramètres, il permet de générer un fichier au format Xml selon un modèle de donnée (Xsd).

En sortie, de multiples résultats sont produits dans des fenêtres présentant des courbes. Des sauvegardes de données et de graphiques sont possibles dans l'environnement de l'application (Matlab). D'autre part, tous les résultats sont également exportés dans des fichiers textes permettant l'usage de tableurs (format csv) ou d'éditeurs. Par contre, le codage de la structure (avec sa géométrie) est spécifique ; il est disponible selon les formats (.lig et .opf), ce qui permet l'usage d'outils de visualisation tel que LigDraw ; ils

permettent aussi l'exploration, voire la redéfinition de la géométrie de la structure avec l'outil Xplo.

Les tableurs, outils d'exploitation d'entrées ou de sorties permettent d'effectuer des analyses statistiques classiques complémentaires et de générer des représentations graphiques paramétrables de courbes. Le format des fichiers employé est le format CSV, standard, en ASCII, afin de permettre un large usage de ces données par divers outils. LigDraw est un outil de visualisation schématique ou réaliste d'une plante simulée. Ses fonctionnalités sont décrites dans le chapitre représentation/visualisation. Xplo est un outil d'exploration et d'édition de la structure (voir ci-après). Il permet aussi la définition et l'édition d'attributs géométriques aux phytomères décrits dans la structure chargée en entrée.

Pour récapituler, le sypnotique des outils est le suivant :

– outils d'entrée : tableurs, éditeurs ;

– outils d'analyse et de traitement : analyse de structure (GroDev), analyse (Gloups_5A), simulation (GL_S) ;

– outils de sortie : tableurs, visualisation en 3D (LigDraw), exploration en 3D (Xplo).

L'implémentation du modèle GreenLab s'inscrit dans la logique d'applications simples séparant la création et gestion des données d'entrées des traitements proprement dits et de l'exploitation des résultats des traitements. Les outils de traitement sont composés d'un simulateur (GL5S), et d'un outil d'identification des paramètres, qui mobilise également de nombreuses fonctions du simulateur. L'usager peut aussi faire appel à l'outil d'analyse des données structurelles (Gloups_Dev) pour identifier avec finesse les paramètres du développement. Les entrées sont des fichiers textes simples, que l'on peut éditer par des tableurs, des éditeurs de texte ou des éditeurs spécifiques. Les sorties des résultats sont également des fichiers textes que l'on peut traiter avec des tableurs, à l'exception du codage de la structure, spécifique, que l'on peut visualiser ou traiter avec des outils tels que LigDraw et Xplo (chapitre 16).

## Outil de simulation et ses principes

L'outil de simulation (GL5S) est une application essentielle pour l'implémentation du formalisme. Elle permet l'implémentation des notions

manipulées par le modèle, de vérifier les concepts, les approches et de générer des sorties pour analyse. Le simulateur est aussi nécessaire pour les études de terrain, dont l'enjeu réside souvent dans l'estimation des paramètres (ce que nous détaillerons dans la prochaine section). En construisant un grand nombre de réalisations aléatoires, le simulateur va permettre de construire des cibles pour cette estimation, et permettre de vérifier qualitativement (par la visualisation) et quantitativement (par l'analyse de sorties) l'adéquation du paramétrage du modèle avec des analyses de mesures. Enfin, dans un contexte d'aide à la décision, on va mettre en œuvre des outils d'optimisation (sur une grandeur interne au modèle ou une grandeur environnementale). Ces outils lanceront des simulations avec des grandeurs variables qui devront converger vers une solution optimale vis-à-vis de critères définis au préalable.

Du point de vue technique, la simulation s'effectue selon une séquence bien établie :

– le chargement des paramètres ;
– le calcul du développement (les structures) ;
– le calcul du fonctionnement ;
– le calcul des sorties.

Une implémentation naturelle, et commune à de nombreuses versions historiques et actuelles (DigiPlante, QingYuan), consiste à calculer pas à pas le développement, le fonctionnement avec des sorties pour chaque âge de simulation. Ce n'est cependant pas l'optique prise dans Gloups.

Chaque étape est calculée à l'âge de développement final donné. Une telle approche est très modulaire et chaque étape peut restituer des résultats en soit mais ce choix n'est pas sans conséquences. Une telle approche ne permet pas de simuler des rétroactions, qui nécessitent une imbrication des boucles calculs des parcours et fonctionnement à chaque pas de simulation.

Ce choix d'implémentation présente cependant l'intérêt d'une relative compacité et permet des performances meilleures en termes de coût mémoire et de temps de calcul.

Dans la présentation des principes de l'outil de simulation, nous suivrons la séquence présentée ci-dessus à savoir le chargement des paramètres, le calcul du développement (de la définition des axes de développement à la

construction explicite de la structure), le calcul de la production, puis la génération de données de résultats avec leurs représentations.

## Chargement des paramètres, lecture des données

Les paramètres décrivant une plante sont stockés dans un fichier texte, utilisant un codage simple. Le codage originel de tout paramètre s'effectue sur deux lignes de texte, la première spécifiant la nature du paramètre, la deuxième sa valeur, en autorisant une liste de valeurs correspondant à un index (typiquement un âge physiologique). Les données sont codées suivant un langage de balise : Xml.

Les données regroupent 3 types de paramètres : les paramètres de la plante à simuler (Param), les paramètres susceptible d'être calibrés, les options de sorties de la simulation.

```
<class_list>
     +<Param></Param>
     +<Target></Target>
     +<Output></Output>
</class_list>
```

Le codage des paramètres de la plante sont organisés selon les principes de la simulation, à savoir décomposés selon les rubriques développement (structure), fonctionnement et géométrie. La classe géométrie permet d'attribuer des grandeurs géométriques aux organes lorsqu'on ne simule pas la production. Elle définit aussi les valeurs angulaires et mécaniques pour permettre la représentation planaire et tridimensionnelle des structures simulées. La classe Global spécifie les dimensions concernées et en particulier l'âge de la plante, le nombre d'âges physiologiques, le type de plante (herbacée, arbre tropical ou tempéré). En ouvrant la balise <Param> d'un fichier de données, on verra apparaître cette décomposition.

```
<class_list>
     <Param>
          <Version>5.7</Version>
          + <Global></Global>
          + <Development></Development>
          + <Functioning></Functioning>
          + <Geometry></Geometry>
```

```
        </Param>
        +<Target></Target>
        +<Output></Output>
</class_list>
```

Après chargement, certains paramètres peuvent être modifiés par une interface intégrée comprenant en particulier des options de calcul et de sorties. Dans l’environnement Matlab, l’utilisateur peut aussi modifier tout paramètre à la volée.

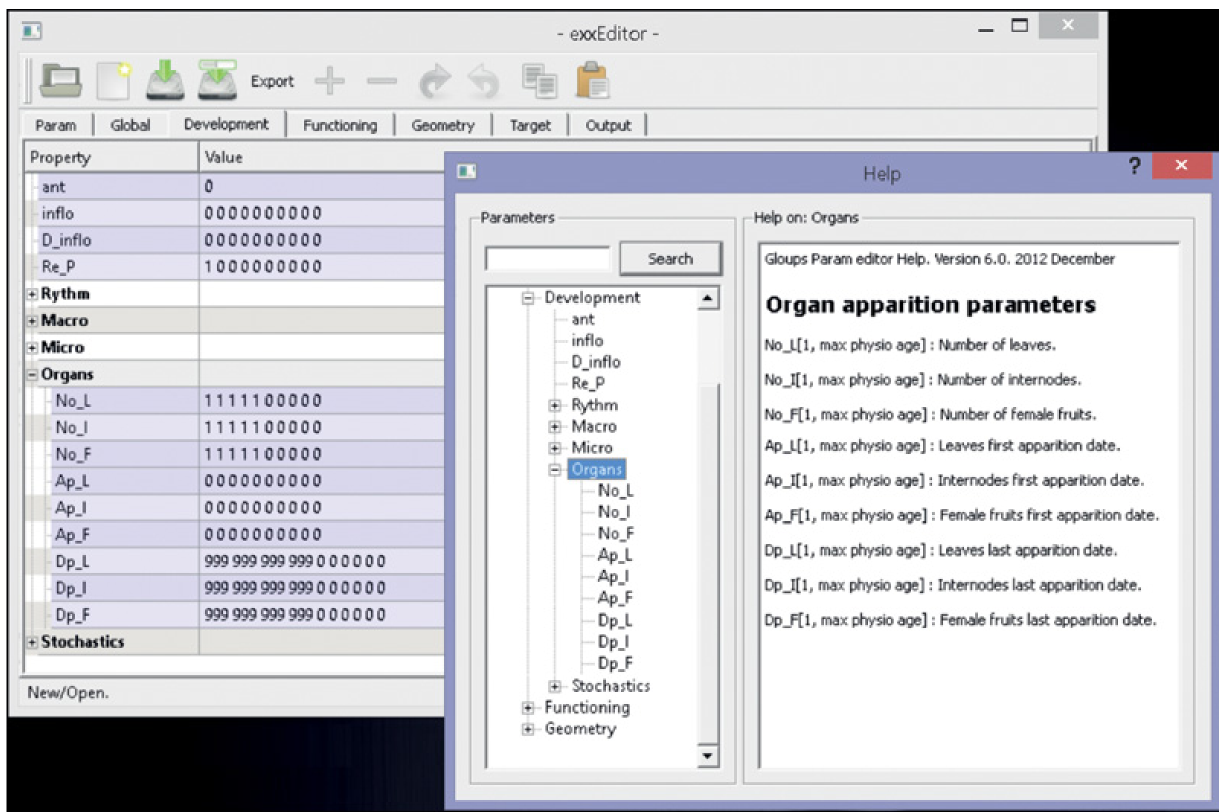



**Figure 15.4.** Extrait d’un fichier paramètre avec l’éditeur Exx.

**À gauche**, les variables du fichier paramètre, dans la rubrique développement/organes. **À droite**, l’aide en ligne, activée, qui permet de rappeler la signification des variables employées.

## Simulation du développement et de la construction des structures dans Gloups

Rappelons quelques éléments clefs de la simulation des aspects structuraux dans l'approche GreenLab.

Les processus de développement, mortalité, ramification, s'expriment différemment selon les propriétés des méristèmes. En première approche, les propriétés sont indexées sur l'âge physiologique, dont les étapes de différentiations résultent de l'analyse de la typologie des axes végétatifs selon l'approche architecturale botanique.

Dans cette construction, la topologie de la structure (les relations de filiation inhérentes aux ramifications, y compris les réitérations) est indépendante de sa géométrie (effets mécaniques, angles d'insertions, de phyllotaxie, dimensions des éléments, etc.)

Dans le modèle GreenLab, la construction de la structure topologique, tout comme la construction géométrique, ne sont ni requis, ni obligatoires. Cependant, si une construction géométrique est requise, par exemple dans le but d'obtenir une représentation 3D, alors la construction topologique est requise.

La construction des axes feuillés, du système ramifié et la construction géométrique peuvent être déterministes ou stochastiques, par l'introduction de fonctions probabilistes dans la simulation des processus (automate stochastique) et de variations aléatoires dans les paramètres géométriques.

## Structure implicite, explicite, topologie et géométrie

### Structure implicite

Une structure implicite ne présente pas de propriétés géométriques ; elle n'est pas représentable en l'état. Elle ne présente pas d'avantage de propriétés topologiques : on ne peut pas appréhender, analyser, représenter le système ramifié sous-jacent. La définition d'une telle structure est donc limitée au dénombrement des organes selon leurs cohortes. Ces cohortes, dont l'indexation minimale est constituée par l'âge physiologique, l'âge chronologique et l'âge d'apparition (âge ontogénique), s'expriment donc simplement par une représentation matricielle, du type $M(o, \varphi, a, g)$ où $o$ représente le type d'organe, $\varphi$ l'âge physiologique, $a$ l'âge chronologique et $g$ l'âge (le cycle) d'apparition.

Dans le cas d'une structure implicite, encore appelée construction (de structure) en mode matriciel, la simulation/construction de la structure se résume à définir, à chaque cycle de croissance, l'évolution du nombre d'organes de chaque cohorte.

### Structure semi-explicite : implicite et topologique

La définition matricielle est efficace mais ne permet pas toujours de rendre compte de relations structurelles dépendantes de l'ordre de ramification, ou plus généralement du parcours de la structure (cas de nombreuses inflorescences). La définition des relations topologiques devient dès lors nécessaire. Autrement dit, il faut construire une représentation explicite des relations du système ramifié, c'est-à-dire un arbre au sens informatique du terme. Ce qui nous place devant le choix d'un type de parcours (voir plus haut) dans la construction de cette représentation. *In fine*, le parcours et la construction de la représentation est donc un chemin, c'est-à-dire une liste de phytomères que l'on doit construire à fur et à mesure dans la simulation. Une structure semi-explicite ainsi établie et appelée une construction (de structure) en mode liste.

### Structure explicite

La structure explicite autorise la représentation tridimensionnelle. Elle intègre des grandeurs géométriques et un déploiement (dans le plan ou l'espace). Elle complète la construction en mode liste en attribuant des paramètres géométriques (dimensions, positionnement, orientation) à chaque phytomère de la liste.

Le renseignement de ces attributs géométriques peut être calculé lors de la construction de la liste (donc en même temps que la topologie) ou déporté. Dans les implémentations du modèle GreenLab, c'est ce dernier choix qui prédomine. Dans ce cas, les calculs géométriques sont déportés, totalement effectués au terme de la simulation, sur la représentation finale en mode liste de construction.

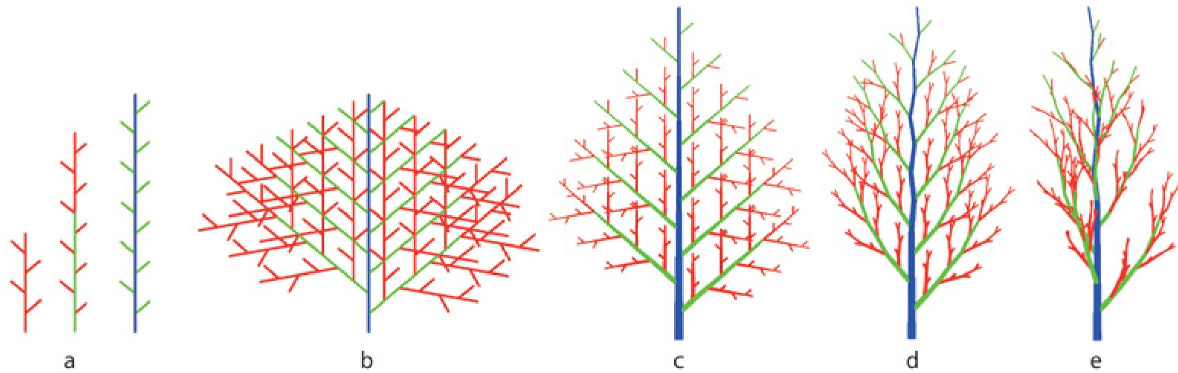



**Figure 15.5.** De la structure implicite aux structures explicites (Jaeger, Cirad).

Dans cet exemple, on s'intéresse à la structure d'une plante simulée présentant 3 âges physiologiques sur 12 cycles de croissance. La structure implicite est une matrice de 12 x 3 éléments, qui n'a pas de représentation graphique en tant que telle, mais qui contient les nombres de phytomères par âge physiologiques. **a** : l'introduction de relations de filiation de croissance permet la représentation d'axes (a), figurés ici à leur stade final de croissance. **b** : dans la construction en mode liste, l'ensemble de la topologie est explicite. Une représentation géométrique simple est possible dans le plan en attribuant à chaque phytomère une longueur unitaire, et à chaque ramification, un angle (de 45 degrés ici). **c** : à droite, les trois figures (c, d, e) illustrent des représentations explicites. Pour chaque phytomère présent dans le mode liste, on a, tour à tour, intégré : en figure **c**, les dimensions (longueur/diamètres) ; en figure **d**, les angles d'insertions et déviations (redressement) ; en figure **e**, les angles de phyllotaxie (le plongement géométrique s'inscrit alors dans l'espace et n'est plus réduit au plan)

## Construction de la structure : principes

Dans la construction de la structure, nous avons vu que le phytomère constitue la brique élémentaire. La modélisation de l'organogénèse, telle que définie dans les chapitres précédents, conduit à une simulation par cycle de croissance, déterministe ou stochastique. Si l'on suit ainsi le développement d'un méristème, on obtient donc un axe feuillé, matérialisant la trajectoire des réalisations des phytomères successifs de l'axe.

### Concept d'axe de développement

Dans la plupart des implémentations des modèles structure-fonction de plantes (FSPM), la simulation de la structure est effectuée à l'échelle de l'individu plante. C'est-à-dire que dans une culture ou sur une placette forestière, la structure de chaque individu est clairement identifiée, simulée et représentée. Elle est toujours explicite.

Cette caractéristique n'est pas vérifiée dans le cas de l'approche GreenLab. Nous avons déjà vu, qu'à l'échelle d'un individu plante, la construction pouvait être implicite ou semi-explicite. À l'échelle d'un couvert ou d'une placette, les éléments (stochastiques) de structures sont partagés entre les différents individus.

En s'appuyant sur les propriétés des cohortes d'organes, à savoir que tous les phytomères d'un même âge physiologique donné et apparus à un même cycle avaient un même destin, on ne construit qu'une unique trajectoire par âge physiologique et par cycle d'apparition. La construction de la structure se fera ainsi en combinant ces trajectoires avec les contraintes de cohérences inhérentes à l'âge physiologique et aux cycles de croissance. Pour un âge physiologique donné, lorsque les caractères structurels restent stables le long des cycles, les trajectoires sont issues d'une unique trajectoire. Ce cas se vérifie dans de nombreux cas, du moins tant que l'on ne cherche pas à simuler une rétroaction (de la production) sur l'établissement de la structure. Dans le cas de simulations stochastiques, un nombre restreint de trajectoires « uniques » peut être calculé tout en offrant une variabilité suffisante pour construire des systèmes ramifiés dont les distributions de propriétés sont satisfaisantes.

Une trajectoire « unique », indexée par l'âge physiologique décrit en fait une portion d'axe feuillé théorique, démarrant au cycle de croissance initial (0), jusqu'à la transition dans un autre stade physiologique : la mort ou la transition vers un âge physiologique plus important. Cette trajectoire est appelée l'axe de développement.

En terme de modélisation, l'axe de développement (pour un âge physiologique donné) est en fait définit comme un tableau dont l'indice des colonnes correspond à l'âge chronologique en cycle et les indices des lignes correspondent aux âges physiologiques avec des attributs propres à l'état du phytomère (entité phytomère, ou entité pause), nombre de feuilles etc. Un attribut de l'axe de développement $Axd\varphi$, pour « Axe de développement d'âge physiologique $\varphi$ », définit la succession des résultats des tests de Bernoulli soumis au méristème terminal lors de chaque cycle de croissance, de la graine à l'âge ultime (escompté pour la simulation), avec les propriétés inhérentes à l'âge physiologique $\varphi$.

*Axdφ* peut donc être représenté comme une liste d'états, par exemple {0, 0, 0, 1, 1, 1, 0, 1, 0, 1, 1….} où :

*Axdφ*(*i*) = 1 (succès au test de Bernoulli) définit la présence d'une entité phytomère d'âge physiologique *φ*, et dont l'âge ontogénique est *i*.

Ce phytomère est donc réel, et ses propriétés sont explicites. En particulier, du point de vue topologique, on notera la présence des organes portés (feuilles, sexualité) qui sont mis en place par l'automate simulant l'organogénèse.

Dans certains cas, comme ceux présentés dans les figures suivantes, on code l'âge physiologique des potentiels axillaires en lieu du chiffre unitaire 1.

*Axdφ*(*i*) = 0 (échec au test de Bernoulli) définit une entité pause apparue au cycle *i*. On peut éventuellement représenter cet état par un phytomère virtuel (voir ci-après)

La définition de l'axe de développement *Axdφ* définit ainsi toute trajectoire de phytomère d'âge physiologique *φ* dans la construction de la structure de la plante.

**Tableau 15.3.** Exemple simple de croissance indéterminée continue à trois âges physiologiques.

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *φ*1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | *w* = 1,0 |
| *φ*2 | 3 | 0 | 3 | 3 | 3 | 0 | 3 | 3 | 3 | 0 | 3 | 3 | 3 | *w* = 0,75 |
| *φ*3 | 4 | 0 | 4 | 0 | 4 | 0 | 4 | 0 | 4 | 0 | 4 | 0 | 4 | *w* = 0,5 |

Le tableau 15.3 présente les trois axes de développement sur 13 cycles : l'axe de développement de l'âge physiologique 1 montre un ratio de rythme égal à 1 ; il ne fait pas apparaître de pause, et chaque phytomère porte potentiellement un axe d'âge physiologique 2. L'axe de développement de l'âge physiologique 2 montre un ratio de rythme égal à 0,75 ; il ne fait pas apparaître de pause, et chaque entité phytomère porte potentiellement un axe d'âge physiologique 3. Une entité pause peut ne rien porter. L'axe de développement de l'âge physiologique 3 montre un ratio de rythme égal à 0,5 ; il ne fait pas apparaître de pause et chaque phytomère porte potentiellement un axe d'âge physiologique 4, mais ne ramifie pas car l'âge physiologique 4 n'est pas défini.

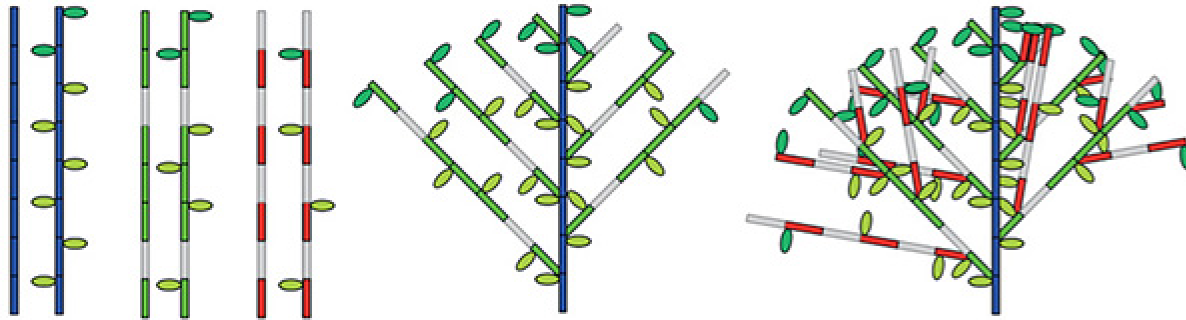


**Figure 15.6.** Axes de développements continus (P. de Reffye), représentation de la structure obtenue avec ces trois axes de développements pour 7 cycles.

**À gauche,** une représentation de chaque axe de développement sans et avec ses feuilles ; au milieu, seuls les âges physiologiques 1(en bleu) et 2 (en vert) sont représentés ; **à droite**, la structure complète. Les phytomères gris sont des phytomères virtuels, dus ici à des rapports de rythmes plus faibles que l'unité. Les feuilles des phytomères sont également représentées. Elles ont une durée de fonctionnement de deux cycles ; leur couleur, en vert, passe au jaune dès le troisième cycle. En rouge, l'axe de développement d'âge physiologique 3.

**Tableau 15.4.** Exemple d'une croissance rythmique synchrone avec quatre âges physiologiques et des axes à croissance déterminée.

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $\varphi1$ | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 2 | 0 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 2 | 0 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 2 | 0 |
| $\varphi2$ | 4 | 4 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| $\varphi3$ | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - |
| $\varphi4$ | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Le tableau présente les quatre axes de développement sur 3 unités de croissance (de 7 cycles). L'axe de développement de l'âge physiologique 1 montre une pause rythmique tous les 7 cycles et une croissance indéterminée. Dans l'unité de croissance ainsi définie on peut remarquer une acrotonie marquée par l'apparition de ramifications d'âges physiologiques de plus en plus élevés de la base au sommet de l'unité de croissance. L'axe de développement de l'âge physiologique 2 montre une pause rythmique de 3 cycles tous les 7 cycles et une croissance indéterminée. Les unités de croissance montrent également un gradient acrotone de ramification. L'axe de développement de l'âge physiologique 3 montre une pause rythmique de 5 cycles tous les 7 cycles. La croissance est par ailleurs déterminée. Elle stoppe au bout de 2 unités de croissance (c'est-à-dire 14 cycles). L'axe de développement de l'âge physiologique 4 montre une pause rythmique de 6 cycles tous les 7 cycles. La croissance est aussi déterminée. Elle stoppe au bout de la première unité de croissance (c'est-à-dire 7 cycles). Cet axe ne branche pas.

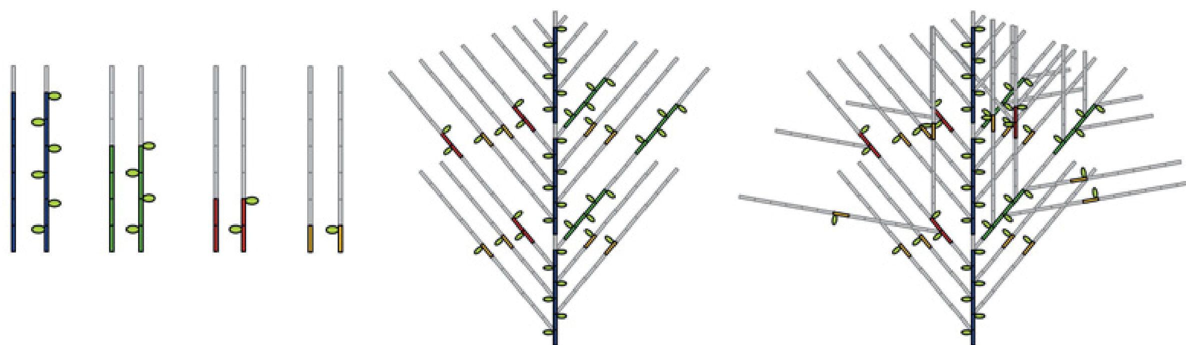


**Figure 15.7.** Axes de développement rythmique (P. de Reffye), représentation de la structure obtenue avec ces trois axes de développement pour les 21 cycles.

**À gauche**, une représentation de chaque axe de développement sans et avec ses feuilles ; au milieu, seuls les ordres 1 et 2 sont représentés, avec les feuilles ; **à droite**, la structure complète, sans les feuilles. Les phytomères gris sont des phytomères virtuels, dus ici à des rapports de rythmes plus faibles que l'unité. Les feuilles des phytomères sont également représentées. Elles ont une durée de fonctionnement de deux cycles ; leur couleur, en vert, passe au jaune dès le troisième cycle. En bleu, lâge physiologique 1, en vert l'âge physiologique 2, en rouge l'âge physiologique 3 et en jaune l'âge physiologique 4.

Dans notre approche, la donnée du tableau des axes de développement pour chaque âge physiologique est nécessaire et suffisante pour la construction de la structure. La représentation de la structure peut donc être appréhendée par la définition de celle des axes qui permettent son édification.

### Représentation géométrique d'un axe de développement

La représentation graphique ou géométrique d'un axe de développement peut trivialement être obtenue par la spécification d'attributs géométriques aux phytomères constituant l'axe.

Ainsi, dans les exemples illustrés plus haut, à chaque phytomère est associé un symbole graphique (un rectangle) dont la couleur spécifie l'âge physiologique. D'autres attributs et/ou symboles peuvent être employés pour caractériser les pauses ou la présence d'autres organes tels que les feuilles.

Dans notre cas, nous exploitons les attributs suivants :

– chaque état, correspondant à une entité phytomère ou à une entité pause, est représenté par un rectangle de longueur unitaire ;

– la largeur caractérise l’âge chronologique, plus le phytomère mis en place est ancien, plus il est large ;
– la couleur est grise pour une entité pause ou de couleur (bleue, verte, rouge, jaune,…) pour un phytomère réalisé d’âge physiologique respectif 1, 2, 3, 4 ;
– la présence d’organes portés par chaque phytomère est représentée par des symboles, avec un angle d’insertion, tous deux spécifiques à la nature de l’organe porté. Ici, nous représentons les axillaires par un disque et les feuilles par des ellipses, respectivement insérés à 90 ° et dans une fourchette de 30 à 60 ° par rapport à l’axe directeur du phytomère.

Par définition et par construction, un axe de développement est représenté par une succession mono chromatique de phytomères, comprenant potentiellement des éléments gris, et d’épaisseur décroissante.

La donnée de l’ensemble des représentations des axes (pour chaque âge physiologique) permet alors de représenter des axes végétatifs (ou floraux) issus du développement et de la structure.

Tout axe d’une plante simulée est constitué d’une succession d’axes de développement si les méristèmes subissent des transitions d’âges physiologiques. En l’absence de transition du phytomère terminal, c’est-à-dire si l’âge physiologique est constant le long de l’axe, la représentation de cet axe est une copie de l’axe de développement. L’initialisation de cet axe peut se faire avec un ajout de pauses initiales *ad hoc* à la base, si la ramification est retardée. En présence d’un âge ontogénique qui synchronise l’évolution des âges physiologiques des axes, l’initialisation de l’axe de développement se fait avec un décalage égal à l’âge ontogénique de la plante au moment de la ramification. Ce cas est la règle usuelle pour les réitérations qui naissent avec les mêmes âges ontogéniques et physiologiques que l’axe porteur.

Cette copie de l’axe de développement est bornée, selon la plus petite valeur du nombre de cycles définie parmi les critères suivants :
– par la rencontre de la fin de l’axe de développement (correspondant par exemple à une transition dans un âge physiologique plus élevé, ou à une croissance déterminée) ;
– par l’âge de la plante simulée ;

– soit encore par une mort du méristème terminal.

Lorsqu'il y a transition, c'est-à-dire évolution de l'âge physiologique de long de l'axe, la représentation de l'axe est obtenue en concaténant les représentations des axes de développement des divers âges physiologiques concernés, avec les mêmes contraintes de décalage et de bornage des copies.

## Des axes de développements à la structure

Le principe de copie des axes de développement reste analogue dans le processus de représentation de la structure. Chaque phytomère réalisé peut porter un certain nombre d'axillaires qui donnent naissance à des axes de développement.

En pratique, il est donc commode d'attribuer le nombre d'axillaires dans le codage des axes de développement, comme illustré dans l'exemple ci-dessous.

**Tableau 15.5.** Exemple de croissance rythmique avec trois âges physiologiques et des axes à croissance indéfinie et déterminée.

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $\varphi 1$ | 1-0-0 | 1-3-2 | 1-2-1 | 0-0-0 | 0-0-0 | 1-3-0 | 1-3-2 | 1-2-1 | 0-0-0 | 0-0-0 | 1-3-0 | 1-3-2 | 1-2-1 | 0-0-0 | 0-0-0 |
| $\varphi 2$ | 0-0-0 | 2-0-0 | 2-3-1 | 0-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 2-0-0 | 2-3-1 | 0-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 2-0-0 | 2-3-1 | 0-0-0 | 0-0-0 |
| $\varphi 3$ | 0-0-0 | 3-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 3-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 3-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 | 0-0-0 |

Le tableau 15.5 présente les trois axes de développement sur 15 cycles. Dans ce codage, le premier chiffre détermine l'âge physiologique du phytomère ; le deuxième chiffre définit l'âge physiologique des axillaires portés ; le troisième leur nombre. Ainsi 0-0-0 définit un phytomère non réalisé (virtuel, correspondant à une pause), 1-3-2 définit un phytomère réel dans l'axe de développement d'âge physiologique 1, portant 2 axillaires d'âge physiologique 3 ; et le codage 3-0-0 définit un phytomère réel dans l'axe de développement d'âge physiologique 3 et ne portant aucun axillaire. Pour les trois axes, le ratio de rythme est identique. Les cycles se répètent par périodes de 5 cycles. L'axe de développement de l'âge physiologique 1 montre une pause rythmique tous les 5 cycles et une croissance indéterminée. L'axe de développement de l'âge physiologique 2 montre une pause rythmique tous les 5 cycles et une croissance indéterminée. L'axe de développement de l'âge physiologique 3 montre une pause rythmique tous les 5 cycles mais la croissance est déterminée ; elle stoppe au bout de 2 unités de croissance (c'est-à-dire 10 cycles).

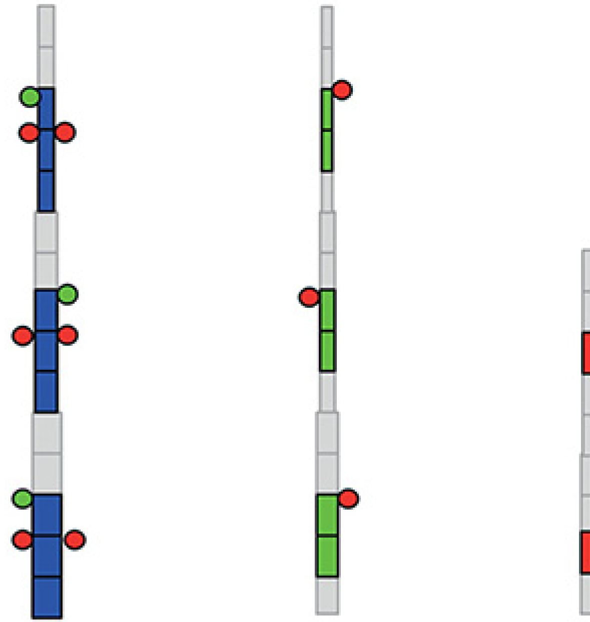


**Figure 15.8.** Exemple d'un codage des axes de développement d'une plante à croissance rythmique, avec une représentation des trois axes de développements pour 15 cycles.

Les phytomères gris sont des phytomères virtuels. Les axillaires sont représentés par des sphères dont la couleur code l'âge physiologique (en bleu l'âge physiologique 1, en vert l'âge physiologique 2 et en rouge l'âge physiologique 3).

### Les représentations des constructions de structures : modes topologique et chronologique

Avec un codage décrivant les attributs de ramification des phytomères et les processus de duplication des représentations des axes de développement, il est simple d'obtenir des représentations schématiques planes des structures simulées.

Il suffit de définir des angles de ramification entre les phytomères et les axes issus des axillaires. Dans les exemples de cet ouvrage, nous avons choisi de définir un angle fixe par couple d'âge physiologique, dans une plage comprise entre 90 et 20 degrés. Les structures sont simulées avec ou sans les pauses.

Le premier cas, qui consiste à afficher les entités pauses au même titre que les entités phytomères, définit le mode chronologique (en abrégé, mode chrono). Ce mode permet de matérialiser chaque cycle de croissance qu'il se réalise ou pas, permettant ainsi de suivre facilement la chronologie de

l’établissement des phytomères dans la structure. Ce mode de représentation est particulièrement utile dans les phases d’étude et de modélisation.

À l’opposé, en supprimant la représentation des pauses, la représentation de la structure simulée présente un schéma proche du réel, qui peut être confronté à la topologie des plantes réelles mesurées. Ce mode de représentation est baptisé mode topologique (en abrégé, mode topo). Ce mode celui par défaut lorsque l’on cherche à construire une structure réaliste ou tridimensionnelle.

Ces deux modes sont illustrés ci-dessous.

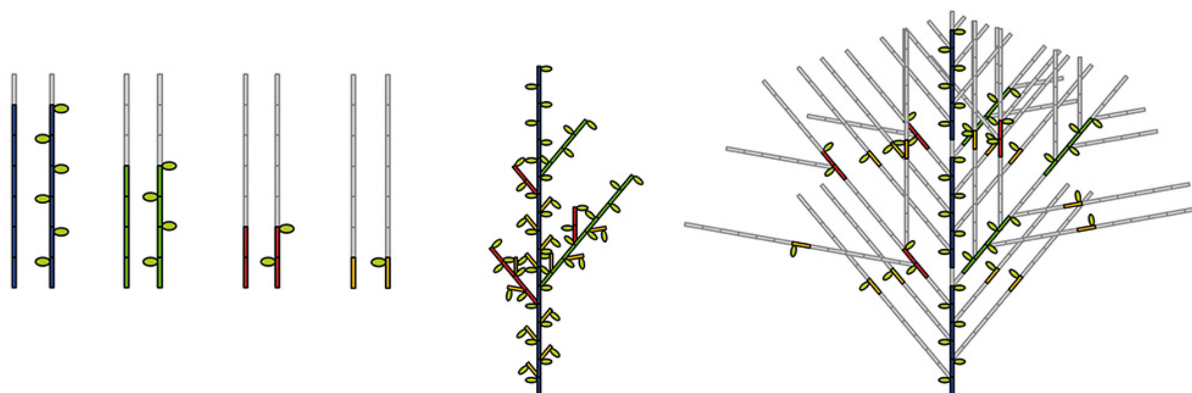


**Figure 15.9.** Trois représentations de la plante à croissance rythmique présentée au-dessus.

La structure est ici reconstruite à l’âge final (21 cycles) à partir des représentations des axes de développements illustrés plus haut. **À gauche et à droite** : représentation de la structure en mode chronologique. Les phytomères gris sont des entités pauses. Le schéma de gauche représente les axes de développement. L’angle d’insertion aux ramifications est de 40°. Le schéma de droite montre la reconstruction complète. Les quatre âges physiologiques sont représentés. Cette représentation permet de bien mettre en évidence la chronologie de la mise en place des phytomères. **Au centre**, la figure illustre le mode topologique. Seuls les phytomères réalisés sont présentés. La représentation est donc plus aisée à comparer avec des plantes réelles mesurées. Elle illustre aussi la difficulté à définir la chronologie de l’établissement des axes et de la détermination du nombre de cycles (donc de l’âge de la plante).

## Cas des simulations stochastiques

Nous avons vu que les axes de développement constituent le fondement de la construction des structures dans les simulations implémentant l’approche GreenLab dans le cas déterministe (chapitre 4). Ce principe est maintenu

dans le cas de simulations stochastiques, en s'appuyant sur la création d'une collection d'axes de développement avec un nombre de répétitions limité par âge physiologique. Par rapport à une simulation stochastique standard où chaque axe est différent, ici il s'agit d'un tirage aléatoire dans une collection (De Reffye, Hu, 2003). Plus le nombre de répétitions est important, plus on se rapproche d'une simulation stochastique. L'avantage de la méthode est dans le temps de calcul. Celui-ci est proportionnel au nombre de répétitions multiplié par le carré de l'âge physiologique pour la première plante simulée, et non au nombre de phytomères mis en place. Les autres plantes se construisent comme une plante déterministe, car la première plante a constitué la collection stochastique des axes de développement.

Dans le cas stochastique, la reconstruction de structures simulées reste *in fine* similaire au cas déterministe. Elle s'appuie sur la définition de représentations d'axes de développement puis de combinaison (recopies partielles) de reconstruction. Ces deux processus introduisent simplement des aspects aléatoires.

### Génération d'axes de développement stochastiques

Dans le cas déterministe, est définit un unique axe de développement par âge physiologique. Dans le cas stochastique, pour chaque âge physiologique $\varphi$, $Nrep\varphi$ axes de développement stochastiques vont être créés selon un schéma classique de simulation :

– on affecte un numéro identifiant (de 1 à $Nrep\varphi$) à l'axe de développement en cours de création ;

– des graines (ou des générateurs aléatoires) sont ensuite initialisés, ceci afin de pouvoir générer des séquences aléatoires distinctes pour chaque axe généré ;

– dans la simulation du développement, on effectue un test de Bernoulli pour chaque apparition de phytomère ; tout comme le cas déterministe on code son résultat dans l'axe de développement (0 en pause, 1 si apparition d'un phytomère) ;

– puis la viabilité est estimée ; si elle n'est pas conservée, l'axe meurt et, dans son codage, on substitue un marqueur de mort (–1 en l'occurrence) à l'indicateur d'état (0 ou 1) et on inscrit ce marqueur sur l'ensemble des cycles à venir en lieu et place des statuts ;

– si le phytomère courant est réalisé, on évalue ensuite les ramifications. Pour chaque ramification, un nombre aléatoire est comparé à la probabilité de ramification. Si ramification il y a, il reste à évaluer le retard au déploiement de l’axe latéral. Ce dernier peut comprendre un nombre de cycles imposé par une croissance rythmique et un nombre de cycles tiré d’une loi aléatoire. En général, ce sont deux attributs supplémentaires à coder dans l’axe de développement.

En pratique, l’expérimentation montre que des valeurs *Nrepφ* de 10 à 20 donnent des résultats acceptables. Cependant, il est à noter que, pour des âges physiologiques élevés dont la croissance est souvent déterminée, des axes de développement peuvent être construits à l’identique. Il peut en être de même pour tout âge physiologique quand les probabilités sont proches des minima et maxima. Des valeurs plus élevées (de *Nrepφ*) dans l’échantillon sont alors conseillées, il est intéressant de ne pas figer *Nrep* à une valeur unique indépendante de l’âge physiologique.

Une fois les axes de développement stochastiques créés, la construction de la structure suit le même principe que le cas déterministe en piochant dans la collection d’une façon aléatoire.

### Représentation des axes stochastiques

En l’absence de transition du phytomère terminal, c’est-à-dire si l’âge physiologique est constant le long de l’axe, la représentation de cet axe est une copie de l’un des axes de développement avec un décalage éventuel. Rappelons que cette copie est bornée selon la plus petite valeur du nombre de cycle définie parmi les critères suivants :

– par la rencontre de la fin de l’axe de développement (correspondant par exemple à une transition dans un âge physiologique plus élevé, ou à une croissance déterminée ou au cycle maximal prévu) ;

– par l’âge de la plante simulée ;

– soit encore par une mort simulée du méristème terminal (rencontre du codage de mortalité –1).

Lorsqu’il y a transition, c’est-à-dire évolution de l’âge physiologique le long de l’axe, la représentation de l’axe est également obtenue en concaténant les représentations des axes de développement des divers âges

physiologiques concernés, avec les mêmes contraintes de décalage et de bornage des copies.

À la transition à l'âge physiologique *φ*, on choisira aléatoirement le nouvel axe de développement (dont l'identifiant va de 1 à *Nrepφ*) (De Reffye *et al*., 2003).

### Construction de structures stochastiques

Le principe de copie des axes de développement reste analogue dans le processus de représentation de la structure stochastique. Tout comme dans le cas déterministe, chaque phytomère réalisé peut porter un certain nombre d'axillaires. Pour la représentation des axes issus de ces derniers la reconstruction sera donc issue des axes de développements des axillaires.

Un exemple de reconstruction de structures stochastiques est illustré ci-dessous.

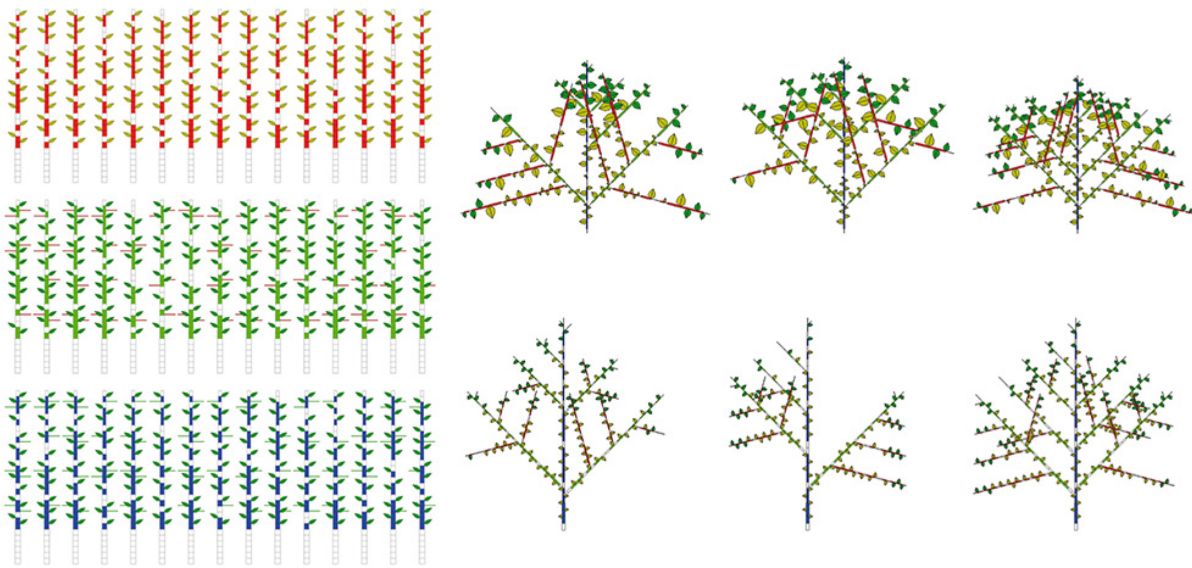


**Figure 15.10.** Axes stochastiques de développement et construction de structures stochastiques.

Dans cet exemple, 3 âges physiologiques sont employés. Les aspects stochastiques concernent d'une part le développement (présences de pauses aléatoires) et d'autre part, la ramification. **À gauche**, 15 représentations des axes de développement stochastiques parmi les 25, pour chaque âge physiologique (bleu pour l'âge 1, vert pour 2 et rouge pour 3). **À droite**, 6 reconstructions stochastiques obtenues à partir des 75 axes de développements calculés.

Avec cette procédure de reconstruction, le nombre de structures que l'on peut potentiellement créer devient conséquent. Pour un nombre de cycles donné, il croît linéairement avec le nombre de représentants (*Nrep*) et d'âges physiologiques et exponentiellement avec les niveaux de ramification (une transition est considérée comme un tel cas). Le nombre de structures potentielles tend à être exponentiel selon le nombre de cycles.

Par exemple, prenons le cas d'une plante théorique simple avec 2 âges physiologiques, sans transition (dont l'ordre de ramification maximal vaut 2) et une probabilité de ramification non nulle pour chaque phytomère du tronc. Dans ce cas, le nombre de combinaisons possibles au bout de $N$ cycles de développement vaut $(Nrep)^{N-1}$.

## Reconstructions explicites et implicites de la structure

Le processus de construction et de représentation de la structure est une opération coûteuse en termes de calculs et de capacités en mémoire du fait des copies des divers axes de développement.

Si la représentation tridimensionnelle de la plante n'est pas requise, ces copies peuvent être évitées, la construction se limitant à quantifier le nombre d'organes formés dans des tables (des matrices). Ce type de construction, rapide et implicite est appelé le mode matrice de construction de la structure.

À l'inverse, si l'on désire parvenir à une construction explicite de la structure, les états des axes de développement doivent être copiés avec leurs attributs, formant ainsi une liste d'états. Ce type de construction est appelé construction en mode liste.

### Codage de la structure en mode matrice

Nous avons vu qu'un axe de développement peut être décrit par la liste des états (ou encore attributs) de ses phytomères. Nous avons aussi vu que la construction de la structure revenait à définir des chemins dans les axes de développement, en progressant d'un cycle à l'autre, pas à pas lorsque l'on simule le développement, ou en sautant à un autre axe dans le cas d'une transition ou d'une ramification.

La construction dans le mode matrice ne décrit pas les chemins parcourus, mais définit simplement le nombre de phytomères créés par cohorte et par âge chronologique et physiologique.

Le mode matrice code donc la structure de la plante simulée comme une table multidimensionnelle *M*[], indexée par les entrées suivantes :

– l'âge physiologique $\varphi$, tel que défini par l'analyse architecturale botanique. C'est l'index majeur de la construction de la structure, auquel les axes de développements sont rattachés ;

– l'âge chronologique *a*, défini en nombre de cycles de développement, relativement à la date d'apparition du premier méristème de l'organe concerné ; pour un axe cela correspond donc au nombre de cycles depuis l'apparition du premier phytomère de l'axe ;

– l'âge ontogénique *b*, défini en nombre de cycles de développement, est l'âge absolu d'apparition du premier méristème de l'organe concerné ;

– un index stochastique *r*, qui, dans le cas stochastique, précise un identifiant. L'index r s'inscrit dans l'intervalle [1,*Nrep*] ou *Nrep* est le nombre de simulations stochastiques que l'on veut construire. En pratique, *Nrep* est significativement plus grand que $Nrep\varphi$, le nombre de représentants des axes de développements. En pratique, une valeur usuelle est *Nrep* = 100 (on construit une centaine de simulation d'individus plantes) ;

– la nature de l'organe *o*, les entrenœuds, les feuilles, les fruits, etc. Notons que le nombre de types d'organes est limité et que leur typologie est constante. On peut, dans ce cas, utiliser des tables distinctes pour chaque organe (ce qui est réalisé dans la majorité des implémentations du modèle GreenLab). Dans la suite de l'exposé, on ignore ainsi l'index *o*.

Pour un organe donné, un élément de la table *M*[], c'est-à-dire $M[\varphi,a,b,s]$, caractérise la cohorte d'organe à l'âge physiologique $\varphi$, d'âge chronologique *a*, apparu à l'âge ontogénique *b*, dans la structure stochastique *s*.

Dans la suite, pour alléger l'écriture, on choisit de ne pas expliciter l'index lié à l'âge ontogénique. On pose donc qu'en élément de *M*[] s'écrit $M[\varphi,a,s]$. Avec cette notation $M[\varphi,a,s]$ contient donc le nombre d'organes de la cohorte. Ce codage propose ainsi, par construction, une interprétation

dynamique et synthétique de l’établissement de la structure d’une plante simulée : pour les entrenœuds, $M[\varphi,a,s]$ spécifie le nombre de trajectoires ayant rencontré un axe de développement d’âge physiologique $\varphi$, à l’âge chronologique $a$.

Enfin, ce codage de la structure, sans topologie, compact, est optimal. Sa complexité ne dépend que de l’amplitude des indices, c’est-à-dire du nombre d’âges physiologiques, de l’âge chronologique (borné par l’âge de la plante à simuler) et du nombre de répétitions stochastiques ; il est donc indépendant de l’architecture de la plante et est linéaire en fonction du nombre de cycles de développement.

Le mode matrice permet de calculer la production du nombre d’organes.

### Construction de la structure dans le mode matrice

La construction de la structure dans le mode matrice est simple à mettre en œuvre. Il s’agit de définir les états à réactualiser dans la table $M[]$ pour chaque nature d’organe.

Dans notre présentation, nous supposons que la structure est construite pas à pas depuis la germination. Dans ce cas, il faut actualiser les cohortes sur les cycles consécutifs de développement jusqu’à l’âge final de simulation souhaité.

Plaçons-nous dans un cas déterministe (le cas stochastique est une extension triviale de ce cas). Supposons que notre structure $Mi[]$ soit connue au cycle $i$. Ceci revient à dire que l’ensemble des cohortes $Mi(\varphi,a)$ est connu au cycle $i$, et qu’aucune cohorte n’existe au cycle $i + 1$ : $Mi + 1(\varphi,a + 1) = 0$.

Évaluons maintenant les cohortes au cycle $i + 1$. Deux cas distincts sont à considérer : celui du développement le long d’un même axe (et même âge physiologique) et celui de la ramification (ou de la transition).

Dans le cas du développement, un nouveau phytomère apparaît sur un axe existant si celui-ci est codé dans l’axe de développement c’est-à-dire si $Axd\varphi(i + 1) > 0$. Cette règle vaut pour l’ensemble des phytomères de mêmes âges. On a donc :

$Mi + 1(\varphi,a + 1) = Mi(\varphi,a)$ si $Axd\varphi(i + 1) > 0$

$Mi + 1(\varphi, a + 1) = 0$ si $Axd\varphi(i + 1) = 0$

Les autres cas sont, par construction, des ramifications (premier phytomère d'un axe) ou des transitions. Considérons ces cas avec *m* bourgeons axillaires dont l'âge physiologique est $\varphi 2$. Notons qu'avec le codage défini pour les axes de développement, $\varphi 2$ est défini par $Axd(\varphi, i)$. Notons aussi qu'une ramification peut autoriser que $\varphi 2$ soit égal à $\varphi$ (c'est un cas de réitération ; elle est totale si $\varphi = 1$, partielle si $\varphi 2 > 1$). Dans ce cas, nous aurons :

$Mi + 1(\varphi 2,1) = Mi + 1(\varphi 2, 1) + m \,.\, Mi(\varphi, a)$

Remarques : l'âge chronologique est 1 ($a = 1$), car il s'agit d'une apparition d'un nouvel organe ou axe. Le nombre d'organe apparu est cumulatif. En effet, des organes peuvent déjà être issus du développement, et, de plus, de nouveaux axes d'âges physiologiques élevés peuvent apparaître depuis des axes d'âge physiologiques différents. Par exemple, on peut noter ceci :

$Mi + 1(4,1) = Mi + 1(4, 1) + m4 \cdot Mi(4,a)$

$Mi + 1(4,1) = Mi + 1(4, 1) + m3 \cdot Mi(3,a)$

$Mi + 1(4,1) = Mi + 1(4, 1) + m3 \cdot Mi(2,a)$

$Mi + 1(4,1) = Mi + 1(4, 1) + m3 \quad Mi(1,a)$

La présence possible de réitérations nécessite d'évaluer cette dernière expression à partir des âges physiologiques les plus élevés. Reste à évaluer ces expressions pour l'ensemble des âges ontogéniques *a* (avec $a < i$).

Cette définition de structure est donc une construction récursive à partir des âges physiologiques les plus élevés. Son implémentation est ainsi particulièrement bien adaptée au formalisme des sous-structures (Cournède *et al*., 2006).

Le cas stochastique se déduit du cas déterministe en intégrant une dimension supplémentaire à la matrice (l'identifiant stochastique) et en employant les axes stochastiques de développement correspondants. En pratique, la mise à jour de la matrice par les fonctions de cumuls exposés ci-dessus doit être filtrée selon la nature des organes. En effet, considérant un phytomère à un âge ontogénique et physiologique donné, la présence et les propriétés des organes portés doivent être pris en compte. Citons, à titre d'exemple :

– le nombre d'organes par phytomère ;
– un âge ontogénique minimal d'apparition ;
– un âge chronologique minimal ;
– la durée de vie de l'organe (*).

De telles propriétés doivent aussi être vérifiées pour l'apparition de réitérations, classiquement limitées par un ordre maximal.

(*) L'implémentation de l'élagage peut s'avérer plus intéressante dans les procédures de simulation de la production. En effet, indépendamment de l'âge ontogénique (c'est-à-dire l'âge d'apparition de l'organe), cet élagage peut être fonction de l'état de ce dernier : producteur / consommateur de biomasse avec ou non un délai. En outre, le codage de la matrice tel que défini jusqu'ici, si l'on ne traite pas l'élagage, permet de restituer les éléments structuraux à tous les cycles. Il n'est donc pas besoin d'exprimer la structure selon ce codage à toutes les étapes intermédiaires de croissance.

### Reconstruction de structures explicites : le mode liste

Nous avons vu que la donnée de l'ensemble des représentations des axes de développement (pour chaque âge physiologique) permettait de représenter les axes végétatifs (ou floraux) issus du développement et de la structure.

Dans le cas de la représentation explicite, les copies des axes sont réelles. On construit donc en machine une représentation des chemins obtenus par les copies successives de portions d'axe de développement.

Dans le mode matrice, on quantifie le nombre de visites qu'un état va recevoir en provenant des divers chemins, alors que dans le mode liste, on va construire une représentation structurée des états parcourus.

La représentation structurée des états parcourus, obtenue par copie de portion d'axe de développement est bien entendu un arbre informatique, dont les nœuds correspondent aux phytomères. Chaque nœud porte des attributs de nature structurels, fonctionnels et autres.

Nous présentons ici le principe implémenté dans Gloups, à savoir une construction définie à l'étape finale de simulation avec un parcours préfixé de l'arbre informatique sous-jacent. Ce principe peut être résumé ainsi :

– en partant de la graine (*i.e.* le premier état de l'axe de développement d'âge physiologique 1), on recopie les états des cycles croissants

jusqu’à arriver à une ramification ;
– à la ramification, on quitte le porteur et on continue sur l’axe de développement du porté jusqu’au premier des termes définis ; soit par l’âge de la plante (on atteint le cycle maximal), soit par le terme de l’axe de développement du porteur : soit par une nouvelle ramification ;
– dans le cas d’une ramification, on continue le processus, sinon, on revient au porté et on continue le parcours sur l’axe de développement du porté ;
– le processus se termine de fait lorsque l’on atteint le dernier cycle de l’axe porté par la graine.

Du point de vue technique, l’implémentation d’une telle approche repose sur l’usage d’une pile : le sommet de cette dernière contient l’état courant, celui-ci évolue lors du parcours jusqu’à ce que l’on atteigne une ramification. Dans ce cas, on ajoute le nouvel état branché au sommet et on continue avec ce dernier. Au terme d’un axe, on dépile et on continue avec le porté. À un temps donné, la pile contient donc tous les états porteurs de l’état courant (au sommet de la pile). La hauteur de la pile donne donc le nombre d’ordres de ramification de la graine à l’état courant.

L’algorithme correspondant à cette approche peut être décrit comme suit, avec les notations suivantes. On définit la structure construite (la liste en mode préfixé) par la variable *lst*, avec N pour le nombre de cycle maximal (l’âge de la plante simulée), $Axd\varphi(i)$ est l’état du phytomère d’âge physiologique $\varphi$ au cycle $i$ ; on note $S$ la pile. Le symbole // définit le début d’un commentaire.

```
Étape 1 : // Initialisation
     lst ← 0 ; // la liste est vide
     i ← 1 ; // le cycle courant est le premier cycle
     φ ← 1 ; // l’âge physiologique courant est initialisé à 1
     S ← 0 ; // La pile est initialisée à vide
Étape 2 : // démarrage
     S ← Axdφ(i) ; // On empile le premier phytomère dans la pile
     (avec i = 1 et φ = 1)
Étape 3 : // Construction de la structure
si (S est vivant et actif et i < N)
     // On teste si le phytomère est en croissance et si son âge
     n’a pas atteint l’âge de la plante
```

```
        lst ← S ; // On met dans la liste le haut de la pile (le
        phytomère courant de l'axe φ au cycle i)
        pour (chaque axillaire de S non encore traité), faire
                // Pour chaque axillaire (branchement) non encore traité
                S ← axillaire (S);
                // On empile l'axillaire avec un cycle i = i + 1 et l'âge
                physiologique φ de l'axillaire
                Aller à Étape 3 ;
                // On saute à l'étape 3 pour traiter l'axillaire
        fait
        // à ce stade les ramifications ont été explorés on continue
        donc sur le même axe
        i ← i + 1 ;
        S ← Axdφ (i) ; // Le sommet de la pile passe à l'état suivant
        sur le même axe de développement
        Aller à Étape 3 ; // On saute à l'étape 3 pour traiter
        l'axillaire
sinon // On est soit en fin d'axe de développement, soit au cycle N
        Dépiler S; //On dépile : le sommet porte maintenant sur le
        porteur
        si (S est vide)
                aller à Étape 4 ; // La pile est vide, on a tout exploré
        sinon
                aller à Étape 3 ; // On saute à l'étape 3 en continuant
                avec le porteur
        Fin si
Fin si
Étape 4 :
        Fin ;
        // Tous les états parcourus ont été copies dans la liste lst ;
        la structure est explicite et complète
```

L'approche énoncée et l'algorithme proposé ci-dessus inscrivent de manière explicite tous les états qui matérialisent la structure dans la liste *lst*. Tous les phytomères sont listés ; les attributs des axes de développements sont indiqués, en particulier, la présence des organes et leurs propres attributs (âge, état, grandeurs géométriques, etc.). Cette liste peut représenter un volume important de données.

L'approche GreenLab permet la factorisation, en particulier en considérant le pool des phytomères de même âge physiologique et apparus à la même date, du moins dans le cas déterministe. Il n'est donc pas nécessaire de

recopier les constructions identiques issues de phytomères appartenant au même pool.

La construction de la liste *lst* peut être optimisée avec l'usage d'index caractérisant la position du codage d'une partie de la structure dans la liste (Jaeger *et al*., 2010) :

– l'élément *lst*(*n*) peut contenir un état avec ses attributs ; dans ce cas *lst*(*n*) est une racine d'une partie de la structure, celle issue du phytomère correspondant à *lst*(*n*). La suite des états *lst*(*n* + *k*) sera formée, par construction, grâce au codage préfixé, par les phytomères issus du phytomère *lst*(*n*), jusqu'à rencontrer un état *km* qui sera le successeur du porteur de *lst*(*n*) ;
– un nouvel élément *lst*(*m*) peut, si le phytomère correspondant appartient à un pool déjà traité, référer aux index de ce pool donc se contenter de coder les positions initiales et finales correspondantes à savoir *n* et *km* – 1 en utilisant les notations ci-dessus.

Cette optimisation implémente donc les sous-structures et se réalise facilement dans l'algorithme présenté ci-dessus. Dans l'étape 3, l'instruction d'écriture dans la pile (*lst* ← *S*) sera différenciée avec un test utilisant les arguments cycle, âge physiologique pour savoir si la structure correspondant a déjà été traitée. Si tel est le cas, la liste ne stockera que les index correspondants en lieu des attributs du phytomère.

Cette optimisation s'étend aisément au cas stochastique avec un index supplémentaire caractérisant l'identifiant stochastique, noté *s* à valeur dans [1,*Nrep*] tel que défini plus haut. Les différentes réalisations stochastiques seront inscrites explicitement dans la liste lors de la première occurrence du triplet (*φ*,*i*,*s*), et simplement référencées pour les occurrences suivantes.

Comme pour le mode matrice, chaque élément de la liste décrivant un état peut contenir des informations complémentaires, ou peut être filtré selon des attributs spécifiques. À titre d'exemple, citons la présence et le nombre d'organes avec leurs types respectifs et les filtrages :

– d'un âge ontogénique minimal et/ou maximal ;
– d'une durée de vie de l'organe ;
– d'un ordre maximal de ramification ou de réitération.

Ce dernier filtre (ordre maximal de ramification ou réitération) peut également se présenter pour les phytomères, bornant ainsi la complexité de

la structure.

### Reconstruction tridimensionnelle de la structure

La construction explicite de la structure, telle que définie dans la section précédente, se limite à une représentation topologique. Une représentation tridimensionnelle nécessite en sus la définition d'attributs géométriques pour localiser chaque phytomère dans l'espace et d'en définir les orientations et tailles.

La définition de ces paramètres, plus particulièrement de la position et de l'orientation, s'effectue en respectant la continuité dans la plante, en particulier l'organisation en axes. On distingue classiquement deux étapes dans les calculs :

– en début d'axe, la position et l'orientation du premier phytomère définit l'orientation et l'insertion de l'axe ;

– le long d'un axe, la séquence des états définit la séquence des entrenœuds, dont la position se construit bout à bout, en intégrant, le cas échéant, des déviations locales d'orientation.

**Insertion et orientation des axes**

En début d'axe, la position et l'orientation du premier phytomère est calculée en fonction du phytomère porteur avec des angles relatifs à ce dernier. Trois effets sont à prendre en compte :

– l'insertion, ou plutôt la position de l'insertion de l'axe. Elle est simplement définie par l'extrémité du phytomère porteur (son orientation le long de la direction principale ajoutée à son origine) ;

– l'orientation de l'axe, ou encore l'orientation de son premier phytomère, défini par rapport à la direction principale du porteur, déviée par un angle d'insertion ;

– l'arrangement le long du porteur (autour de ce dernier), défini par un angle de phyllotaxie, auquel on doit, dans le cas d'un verticille, ajouter un angle correspondant au rang du phytomère dans le verticille.

Selon le niveau de précision requis, et dans le cas des organes, on peut ensuite corriger la position d'insertion, en la translatant le long de sa direction principale jusqu'à ce que l'insertion corresponde au diamètre du phytomère porteur.

La même procédure s'applique à l'insertion d'organes, avec des paramètres qui leur sont propres.

Dans tous les cas, les paramètres concernés, à savoir l'angle d'insertion et l'angle de phyllotaxie sont des fonctions de l'âge physiologique du phytomère branché pour l'insertion, du porteur pour la phyllotaxie. On peut aussi infléchir l'insertion et l'orientation à des critères topologiques botaniques, afin de simuler des comportements d'axes plagiotropes, par exemple.

**Le long d'un axe**

La procédure est semblable le long d'un axe, mais se différencie par le calcul des orientations. Le point d'insertion d'un phytomère est effectivement défini par l'extrémité de son successeur, mais son orientation est définie par une déviation par rapport au prédécesseur selon deux origines : l'une mécanique, l'autre comportementale.

L'évolution de l'orientation peut être considérée comme une déformation le long de l'axe résultant d'une succession de déformations locales.

Dans nos outils, la simulation des effets de la mécanique est obtenue par deux étapes de calcul. En début d'axe, la longueur de l'axe est estimée. Puis, en fonction de paramètres spécifiques (module de Young, conicité), on calcule une déformation globale (un angle de flexion) sur l'ensemble de l'axe, considéré comme une poutre encastrée. Ensuite, à chaque phytomère, on calcule les déformations locales correspondant à une part de flexion. À cette déviation s'ajoutent d'autres déformations locales contrôlées par un paramètre et/ou par l'orientation courante du phytomère. À titre non exhaustif, ces paramètres peuvent être un point d'inflexion, de la torsion, de courbure.

Note : les détails de la reconstruction géométrique, du codage de la représentation 3D de la structure et sa visualisation sont décrits dans le chapitre visualisation.

Dans la plupart des modèles structure-fonction, les aspects géométriques sont intégrés en amont dans les simulations. Dans notre approche, la reconstruction de la structure et son plongement dans l'espace géométrique 3D n'est pas requise. La reconstruction 3D est ainsi implémentée comme un

post-traitement. Dans l'implémentation Gloups, cette reconstruction 3D est limitée aux stricts aspects topologiques :

– la liste décrivant la structure (telle que décrite dans la section précédente) est exportée ; les aspects géométriques sont ensuite générés pour la visualisation ;

– l'utilisateur définit ensuite les paramètres géométriques (angles, aspects mécaniques) interactivement ;

– en affectant à chaque phytomère son cycle d'apparition dans la description de la structure, on peut effectuer des reconstructions intégrant de l'élagage et aux étapes passées ;

– on peut, de même, associer des attributs de propriété de surface des organes en fonction de leurs âges, et donc permettre l'obtention d'images réalistes de qualité.

Les figures présentées ci-dessous illustrent de tels exemples.

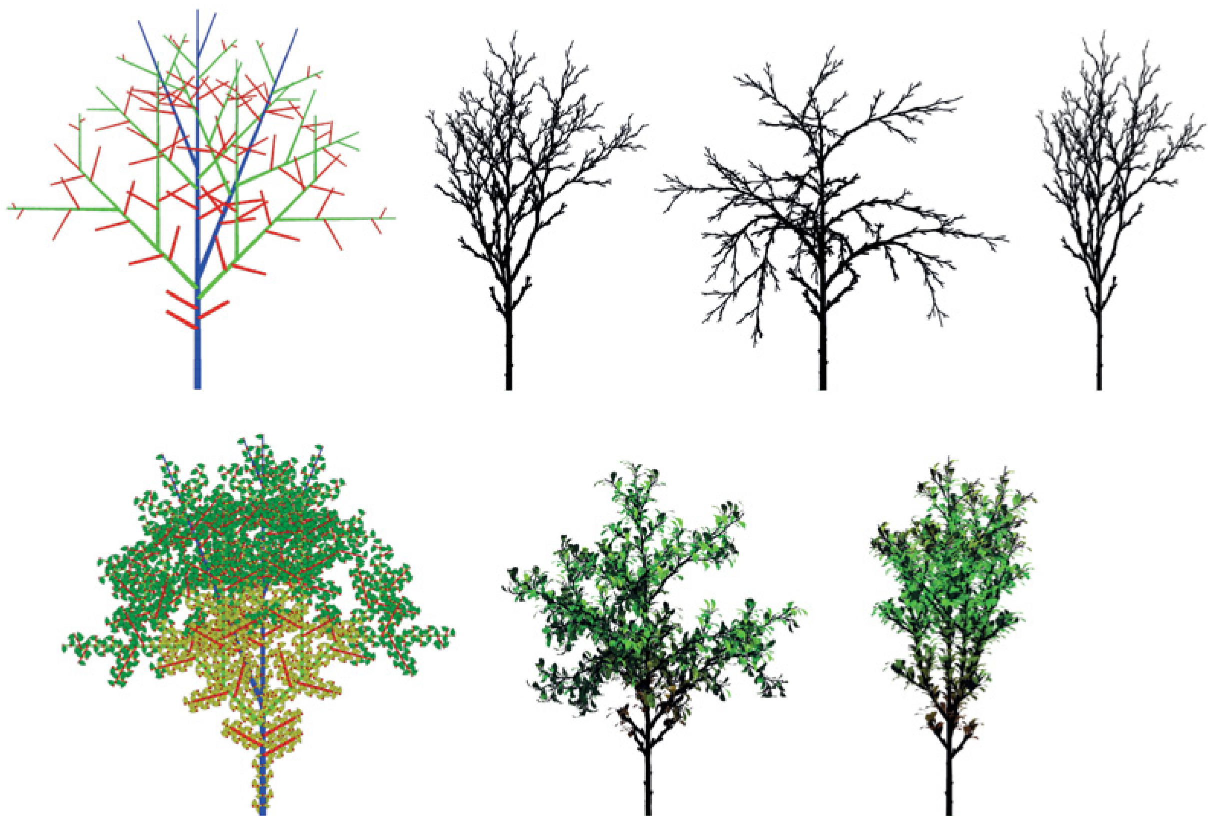


**Figure 15.11.** De la reconstruction explicite de la structure aux représentations tridimensionnelles.

**En haut, de gauche à droite** : une représentation explicite bidimensionnelle (sans les axes d'âge physiologique 4) de la structure simulée sur 40 cycles de développement. Trois reconstructions 3D de cette structure avec des paramètres différents d'angles d'insertion, de modules d'élasticité et de torsion. **En bas, de gauche à droite** : deux reconstructions 3D de cette structure avec des paramètres différents d'angles d'insertion, de modules d'élasticité et de torsion avec les organes. Dans ces visualisations, les feuilles fonctionnelles sont d'un vert soutenu, alors que celles qui ne le sont plus sont jaunes (en bidimensionnel) ou brunes (en tridimensionnel). Les représentations et reconstructions tridimensionnelles ont été réalisées avec le logiciel libre Xplo. (http://amapstudio.cirad.fr/soft/xplo/start)



**Figure 15.12.** Deux applications issues des calculs géométriques déportés.

**En haut :** à partir d'une unique simulation effectuée sur 40 cycles, en filtrant la liste décrivant la structure simulée selon le cycle d'apparition des phytomères, on peut reconstruire des représentations passées et futures. **De gauche à droite**, les représentations correspondent aux cycles 20, 34, 40, 50, 60. Au-delà du cycle 40, l'évolution de la structure n'est pas connue, elle est supposée être arrivée à terme dans l'outil de reconstruction. Seul s'applique donc l'élagage, non simulé sur les entrenœuds

mais appliqué aux feuilles. Leurs durées de fonctionnement sont de 20 cycles. Au-delà, elles dépérissent sur 15 cycles (devenant brunâtres) avant de tomber. On perçoit l'élagage des feuilles sur la reconstruction de 40 cycles. À 50 cycles, l'élagage devient plus important et seules les feuilles en périphérie des axes restent fonctionnelles. Au dernier stade, il n'y a plus de feuilles fonctionnelles, et de nombreuses sont déjà tombées. De même le diamètre des axes n'évolue plus à partir de 40 cycles. Dans les reconstructions aux cycles 20 et 34, la reconstruction a effectué des interpolations. Il est à noter que ces simulations n'intègrent pas de fonctionnement, si tel était le cas, les organes (feuilles et entrenœuds) montreraient respectivement des variations de surface et taille (longueur/diamètre). Voir sections suivantes. **En bas :** une représentation « réaliste » de la reconstruction au cycle 40. La structure est exportée dans un format standard de description géométrique, et un logiciel graphique a calculé l'image en intégrant l'éclairage, l'ombrage, et la profondeur de champ. Ces reconstructions et représentations tridimensionnelles ont été construites avec le logiciel libre Xplo (http://amapstudio.cirad.fr/soft/xplo/start) par l'usage de scripts calculant l'élagage, la géométrie et les paramètres de couleur des organes. L'image de synthèse est obtenue par l'appel, depuis Xplo, d'un outil libre dédié : Blender (https://www.blender.org/).

## Calcul de la production dans l'implémentation Gloups

Le calcul du fonctionnement se décompose en trois étapes séquentielles. On procède d'abord à la restitution du nombre d'organes dans les différentes cohortes, qu'ils soient puits ou sources. Le calcul de la biomasse et de sa répartition est ensuite effectué. Enfin, on prépare la restitution des calculs de production.

Dans ces traitements, le calcul de la demande, de la production et de l'allocation de la biomasse aux cohortes d'organes est effectué séquentiellement, par unité de développement. Ces calculs peuvent donc être appliqués :

– indépendamment de la méthodologie employée pour calculer la structure, sous la seule condition d'être en mesure de fournir le nombre d'organes par cohorte ;

– avec des conditions environnementales changeantes au cours de la croissance, sous la réserve que ces dernières puissent être considérées comme stables au cours d'une unité de développement ;

– indépendamment de l'organisation de la structure (si l'on ne s'intéresse pas à la croissance secondaire), la biomasse étant appliquée, à l'exception des cernes, selon le cardinal et les propriétés des cohortes d'organes.

Mais, rappelons-le, il n’y aura pas possibilité de prise en compte de rétroactions sur les aspects structurels puisque les éléments structuraux ont été définis au préalable. En résumé, la structure est prédéfinie, les calculs du fonctionnement quantifient les dimensions géométriques de tout organe (représentant une cohorte) de la plante. À partir de ces informations, on va pouvoir définir en sommant les biomasses par cohorte ; puis, dans la dernière étape, les principaux traits agronomiques : la hauteur de la plante, le poids des fruits, la biomasse totale produite, etc.

Le cœur des calculs est constitué par les calculs d’incréments de biomasse détaillés ci-dessous, après avoir rappelé les grandeurs structurelles à considérer.

## Types d’organes considérés

Dans l’implémentation du modèle GreenLab, les organes, au sens botanique du terme, sont décrits distinctement en fonction de leur capabilités à produire et consommer la biomasse. Les feuilles sont, par exemple, constituées de limbes (sources et puits) et de pétioles (uniquement puits dans certains cas). Ainsi, sept types d’organes sont considérés, possédant des comportements et donc des paramètres fonctionnels distincts. Ces types d’organes sont : les limbes des feuilles, les pétioles des feuilles, les entrenœuds (la moelle), les fleurs femelles, les fleurs mâles, les racines, les cernes (des entrenœuds).

Remarques : chez certaines espèces, les feuilles sont comme composées de deux organes, en particulier lorsque les pétioles sont des structures anatomiques de masse non négligeable comme, par exemple, chez le cotonnier. De même, la biomasse allouée aux entrenœuds comporte deux contributions bien distinctes : celle liée à l’établissement de l’entrenœud (que l’on peut caractériser par la moelle) puis celle, cumulative, liée à l’apparition des cernes. L’évaluation de cette dernière composante requiert une algorithmique spécifique dédiée, détaillée ultérieurement. Les fleurs et fruits ne sont pas différenciés dans notre implémentation. Le développement de la floraison puis la transformation de la floraison en fructification peut être modélisé en termes de consommation de biomasse par une seule fonction puits. Le système racinaire est, dans notre implémentation, défini comme un organe puits simple, dont la

consommation de biomasse est définie par un ratio de la demande de la plante. La valeur de ce ratio peut être modulée au cours du temps.

### Calcul des cardinaux des cohortes

Pour chaque organe (au sens défini ci-dessus), pour chaque cycle, pour chaque âge physiologique, et pour chaque représentant stochastique, le traitement va simplement consister à récupérer le cardinal de chaque cohorte, défini lors de la construction de la structure. Le traitement va également sommer les cardinaux obtenus, de leur cycle d'apparition au cycle courant.

Dans le cas stochastique, on somme les cardinaux appartenant aux cohortes de mêmes indices dans le but de pouvoir effectuer des statistiques (moyenne, variance).

Pour les inflorescences, le déploiement de certains organes (fleurs, en particulier) peut être soumis à des retards dépendant de leur position dans la structure. Ce cas particulier, uniquement possible dans une structure explicite (en mode liste) peut conduire à changer le cardinal des organes puits en fonctionnement.

Il est à noter que ces calculs préliminaires ne sont pas proprement du ressort de l'expansion. On pourrait très bien effectuer ces derniers dans la partie du code relevant des aspects structures. Dans l'implémentation de Gloups, il a été choisi de les effectuer seulement si les calculs de biomasse sont souhaités, et ceci par souci d'efficacité algorithmique.

### Calcul de la production de la biomasse et de sa répartition

Le calcul de la production se décompose en deux phases principales : une phase d'initialisation, destinée à préparer l'évolution des fonctions puits des organes et de la surface de production *Sp*, puis pour chaque représentant stochastique, à chaque âge, le calcul de la production proprement dit. À chaque étape, ce traitement se décompose en l'évaluation de la demande de la plante, puis si cette demande est positive, en l'allocation de la biomasse existante aux organes en expansion et aux nouvelles feuilles. Suit ensuite l'évaluation de la nouvelle biomasse produite puis, la distribution de l'allocation allouée aux cernes.

### Phase d'initialisation

Outre l'allocation de mémoire pour des tables stockant des calculs intermédiaires, la phase d'initialisation définit les fonctions puits des types d'organes et la valeur de la surface de production *Sp*.

Nous avons vu que chaque type d'organe possède une fonction puits $B_o$ variable durant son expansion. Cette fonction est modélisée par une loi bêta dont on calcule la valeur pour chaque cycle (de l'apparition à la fin de l'expansion de $B_o(1)$ … $B_o(texp)$). Ces valeurs sont ensuite normalisées pour tous les types, en prenant comme référence la valeur maximale trouvée pour le limbe (le max de $B_{limbe}(i)$, *notée* $B_a(i)$). La forme de la fonction est censée rester stable en fonction de l'âge physiologique $\varphi$, mais peut être modulée par un coefficient $C\varphi$.

Deux optiques distinctes peuvent être prises pour définir la valeur de la surface de production. Rappelons que, dans un contexte de culture, lorsque la canopée est close pour une densité *d* donnée, la surface de production *Sp* tend vers $Sd = 1/d$. Réciproquement aux stades jeunes, *Sp* tend vers l'infini. On montre que l'on peut décrire *Sp* par une fonction en U (chapitre 12), fonction dont on définit les paramètres à partir de trois points de contrôles à partir de la surface de projection de la couronne à tris stades d'évolution jeunes. Une régression (équation du second degré) permet alors de construire la fonction *Sp*. Une autre optique consiste à effectuer une simple interpolation de la valeur de *Sp* en fonction de données (la surface de projection) récoltée à de nombreux stades.

### Demande et allocation de la biomasse

Ce traitement composé en plusieurs séquences s'opère sur chaque plante simulée ; il est réitéré pour chaque réalisation aléatoire dans le cas de simulations stochastiques. Nous détaillons ici cette séquence dans le mode de représentation matriciel (mode mat), donc sans utiliser la représentation explicite de la topologie des plantes simulées. Les séquences sont ainsi construites :

– une première étape instancie des valeurs aléatoires à différentes grandeurs propres à chaque individu simulé ; dont en particulier : le poids de la graine –qui constitue la réserve de biomasse avant croissance et développement, et la valeur de la surface de production ;

– le traitement fonctionnel est ensuite effectué, cycle par cycle, en démarrant de l'étape de germination jusqu'à l'âge terminal souhaité. Il débute par le calcul de la demande.

**Calcul de la demande de la plante**

Pour chaque cycle $i$, la demande est évaluée en premier temps. C'est une étape simple consistant à multiplier, pour chaque type d'organe, dans chaque cohorte en expansion, le nombre d'organes avec leurs puits définis dans la phase d'initialisation. On somme ensuite ces demandes pour tous les âges de l'organe (physiologique et âge ontogénique), ce qui conduit à connaître la demande totale de chaque type d'organe. Ces grandeurs que l'on peut respectivement noter $D_o$ sont évaluées selon la séquence suivante : limbes, pétioles, entrenœuds, fleurs femelles, fleurs mâles, racines et cernes.

L'expression générale de $D_o$ se calcule dans une double boucle par âge physiologique $\varphi$ et selon l'âge $j$ des cohortes :

$$D_o = \Sigma_\varphi \, \Sigma_j \, N_o(j,\varphi) \cdot p_o(j,\varphi) \cdot B_o(j)$$

où $N_o$ est le nombre d'organes de la cohorte, $p_o$ le puits et $B_o$ la fonction d'expansion (loi bêta).

Cependant, comme nous l'avons déjà écrit, la demande du système racinaire est simplifiée, elle se calcule comme un simple ratio de la demande totale multiplié par son puits. La demande des cernes est définie par le nombre de feuilles présentes.

On somme enfin l'ensemble des demandes par type d'organe pour obtenir la demande de la plante $D(i)$ au cycle $i$.

**Allocation de la biomasse du pool commun**

Si la demande est nulle, c'est qu'il n'y a pas d'activité dans le cycle $i$. Dans ce cas, il n'y a pas d'allocation et la réserve de biomasse $Q(i)$ est disponible pour le cycle suivant. En général, ce n'est pas le cas.

La biomasse du pool commun, $Q(i)$, peut être allouée aux divers types d'organes, selon leur demande relative. Dans notre implémentation, on alloue successivement les parts relatives de biomasse aux compartiments cernes, puis racines, limbes, pétioles, fleurs femelles et mâles (l'ordre n'a pas d'importance, car la distribution est relative). D'un point de vue

général, la biomasse allouée à un organe *o* s'exprime sous la forme : $q_o(i) = D_o \cdot Q(i) / D(i-1)$

Cette allocation est un incrément de biomasse qu'il faut distribuer au sein des cohortes de l'organe. L'algorithme d'allocation par cohorte est le dual de celui du calcul de la demande, selon une double boucle, par âge physiologique et par âge des cohortes à l'exception des cernes (voir ci-après) et du système racinaire, qui est modélisé comme un simple organe.

**Calcul de la nouvelle production au cycle I**

Le calcul de la production au cycle courant débute par la définition de la surface des feuilles fonctionnelles, *Sf*. Pour cela, une double sommation, par âge physiologique et par âge des feuilles est faite. Chaque terme de cohorte de feuille, dont on vérifie qu'elle est fonctionnelle, est constitué par la biomasse cumulée de la cohorte que l'on divise par l'épaisseur des limbes.

La biomasse produite au cycle *i* est ensuite la simple implémentation de l'équation de production du modèle GreenLab, dont on connaît à ce stade, tous les termes :

$$Q(i + 1) = (E \cdot Sp / r) \cdot (1 - exp\,(-k \cdot (Sf) / Sp)))$$

avec *E* pour la variable environnementale, *k* comme coefficient d'extinction, et *r* pour l'efficience de l'eau. Bien entendu, les termes *E*, *Sp*, *Sf* évoluent à chaque cycle.

En théorie, la description du traitement fonctionnel au cycle courant est complète avec le calcul du nouveau pool de réserve pour le cycle suivant. En fait, la répartition de la biomasse aux entrenœuds et aux cernes aux diverses cohortes nécessite des calculs complémentaires que nous verrons ci-dessous.

Dans le cas des simulations effectuées en mode liste, l'algorithmique présentée cycle par cycle garde le même organigramme. Il diffère principalement dans le calcul des demandes $D_o$, et de manière duale dans le calcul des allocations. En effet, la structure doit être parcourue, afin de retrouver les cohortes d'organes en expansion. La même remarque vaut pour le calcul de la surface foliaire, *Sf*. Une approche simple consiste à balayer l'ensemble de tous les phytomères et de tester la présence et l'état des types d'organes (en expansion, en fonctionnement). Cet algorithme est

simple mais non performant, car le parcours, pour le cycle courant, est à effectuer pour l'ensemble de la structure et à tous les cycles passés. La complexité est donc linéaire en fonction du nombre de cycles, multipliée par le nombre de phytomères et d'individus plantes.

Une algorithmique améliorée peut être mise en place en tirant profit des sous-structures, dont les principes sont décrits ci-dessous.

**Allocation de la biomasse aux cernes**

Le chapitre 8 présente deux approches pour la répartition de la biomasse des cernes. Une première consiste à considérer la biomasse allouée aux cernes comme un pool commun dont la répartition est indépendante de la structure ; la deuxième, basée sur le pipe modèle, définit la quantité allouée en fonction du nombre de feuilles fonctionnelles vues au-delà du cerne (pipe modèle). Ce même chapitre illustre que l'on a pu montrer sur des arbres qu'il existe un continuum entre ces deux fonctionnements. En pratique, il faut donc implémenter les deux algorithmes. Dans le premier cas, il n'y a aucune complexité, le traitement est identique à celui d'autres organes. Dans le deuxième cas, il faut effectuer un parcours de la structure, qu'elle soit explicite ou non. Enfin, pour chaque cerne concerné, il faut affecter la valeur de la biomasse allouée résultant de l'interpolation des valeurs trouvées par les deux approches. Cette dernière opération est donc également un parcours, proche de celui utilisé pour le *pipe model*. Ces parcours tirent profit des sous-structures. On commence par l'âge physiologique le plus élevé, depuis les phytomères les plus récemment apparus (en bout d'axe) jusqu'aux plus âgés, puis on répète le traitement pour les âges physiologiques inférieurs jusqu' aux structures d'âge physiologique 1. Dans un deuxième temps on traite les réitérations selon le même principe, de celles apparues récemment jusqu'aux plus anciennes. Le pseudocode ci-dessous décrit la structure d'un tel algorithme.

## Algorithme de parcours

```
Parcours structure (phy_courant, âge courant)
Pour (physio = phy_courant à 1) faire
     Pour (âge = âge courant à 1 faire)
          Si il y a réitération
               On empile la réitération (physio, âge)
          sinon
```

```
                Si la structure (physio, âge) n'a pas encore été
                visitée
                     Parcours_structure (physio, âge)
                sinon
                     On effectue des calculs de cumuls
                Fin si
           Fin si
           âge = âge – 1
      Fait
      Si on a empilé des réitérations
           Pour chaque réitération (physio, âge_réit)
                On dépile la réitération et on la traite :
                Parcours_structure (physio, âge_réit)
           Fait
      Fin si
      physio = physio – 1
Fait
```

L'algorithme est lancé avec les âges terminaux par :

**{Parcours_structure (physio_max, âge de la plante**)}

Les calculs géométriques (de dimensionnement des organes) sont, dans notre implémentation, réalisés dans la foulée. Ils implémentent les relations d'allométrie simple permettant de définir les grandeurs des représentants des cohortes à partir du volume de biomasse mais sont limités à la surface des feuilles ; les autres grandeurs ne sont estimées que si une représentation géométrique de la structure est demandée.

La surface foliaire est estimée lors du calcul de production (voir ci-dessus) en divisant la valeur de biomasse par une épaisseur constante ou indexée sur l'âge de la feuille.

À titre d'information les allométries employées s'expriment selon des lois exponentielles classiques.

Pour les entrenœuds et les cernes, on considère la loi allométrique générale qui lie le rapport hauteur $h$ sur section $s$ au volume $v$ :

$h / s = b \cdot (v)^{\gamma}$

Dans l'outil Gloups, l'implémentation choisie pour la hauteur est :

$h = b^{1/2} \cdot v^{((1+\gamma)/2)}$

Ce qui donne une section de $s = b^{-1/2} \cdot v^{((1-\gamma)/2)}$

En pratique, il est intéressant de rattacher les différentes valeurs cumulées de biomasse allouée aux entrenœuds, dont on peut ensuite plus aisément calculer l'épaisseur comme différence de la racine de deux sections consécutives.

## Traitements pour calculs statistiques et évaluation de traits agronomiques

À l'issue du calcul de la production à toutes les étapes de croissance, on dispose de l'accroissement de biomasse pour chaque cohorte d'organe, à chaque cycle. Dans le post-traitement qui suit on va effectuer des calculs complémentaires pour permettre l'étude statistique et pour calculer des grandeurs agronomiques qui pourront être confrontées à des mesures de terrain.

Dans le mode matrice, ces calculs sont effectués selon une double boucle, par cycle et par âge physiologique. Un troisième niveau est requis dans le cas stochastique, afin d'obtenir moyenne et variance sur l'ensemble des paramètres. En pratique, ces calculs se bornent à des sommations simples et quadratiques, ce qui permet de calculer les premiers moments statistiques (moyenne et variance). Dans le mode liste, l'ensemble des phytomères — et non des cohortes — est parcouru, avec la même liste de sommations.

Les principaux calculs des traits agronomiques implémentés sont le calcul du volume des organes (c'est-à-dire le cumul des incréments de biomasse de l'apparition de l'organe jusqu'à la date finale de simulation), ainsi que d'autres grandeurs géométriques : hauteur de la plante (cumul des longueurs de la moelle des entrenœuds), diamètre des axes (cumul des accroissements de cerne). Ces traits sont par défaut estimés à l'âge final de simulation.

Afin de permettre la calibration et plus généralement la confrontation des simulations à des données mesurées (à des cycles définis), l'utilisateur a la possibilité de définir une liste de cycles d'observation (*Tob*). À l'issue de la simulation, les traits agronomiques seront estimés pour chaque cycle défini dans *Tob*.

## Résultats des simulations et leur exploitation dans Gloups

Au terme d'une simulation, de nombreuses variables ont été calculées. Elles sont rattachées à chaque cohorte (en mode matrice) ou à chaque phytomère (en mode liste), et ceci pour chaque réalisation aléatoire si le mode stochastique est choisi. Pour des raisons d'occupation mémoire (critique en mode liste), l'utilisateur définit au préalable une partie limitée des données qui sont observées, en dehors d'un nombre restreint de variables. Il en est de même sur les traits et les dates auxquels ils sont calculés.

Les grandeurs caractéristiques de la production sont présentées de manière synthétiques selon une modalité systématique et des modalités optionnelles. Elles sont représentées par des courbes ou graphiques. Développées pour Gloups dans l'environnement Matlab, les interfaces bénéficient des fonctionnalités de cet environnement, autorisant l'édition de libellés, des zooms, du recalage des axes, de fonctions d'édition, de copie et d'impression.

### Sorties systématiques

Les sorties systématiques sont :

– le nombre de phytomères par âge physiologique, le nombre total de phytomères (en moyenne et variance dans le cas stochastique) pour la structure, au terme de la simulation ;

– la valeur de la demande et de la production par cycle (tous organes confondus) ;

– les temps de calcul affectés aux trois tâches : structure, fonctionnement et restitution de variables.

La présentation des variables en sortie (généralement indexées sur le cycle de croissance) fait appel à une fonction générique de représentation de courbes qui permet la visualisation d'une (ou plusieurs courbes) sur un graphique et des sauvegardes des données qui s'y rattachent.

### Fonction générique de présentation des résultats

Cette fonctionnalité autorise de nombreux affichages, par exemple la comparaison d'une grandeur avec des âges physiologiques différents. Elle

permet aussi de sauvegarder sur disque les données de chaque graphique dans un fichier en clair exploitable par un tableur (format csv).

Cette fonction générique de sortie exploite, pour une variable précise, les entrées suivantes :

– une table des valeurs de la variable selon deux indices ;
– des modalités de présentation (couleurs, marqueurs) ;
– des textes pour les légendes ;
– un nom de fichier pour une éventuelle sauvegarde des contenants du graphique (valeurs, modalités et textes).

Le premier indice, principal, est classiquement attribué au cycle de croissance, le deuxième indice, optionnel et secondaire, permet l'affichage d'autres courbes pour des âges physiologiques différents ou encore des périodes d'observations (*Tob*) différentes.

### Sorties optionnelles

La fonction de tracé est employée pour la représentation des sorties systématiques et celles au choix de l'utilisateur. Pour faciliter l'exploration des résultats de simulations, diverses classes de sorties (liste indicative ci-après) ont été prédéfinies :

– production totale des compartiments d'organes au cours du développement de la plante, avec en option dans le cas stochastique, les valeurs min, max, moyenne et l'écart type ;
– production des compartiments d'organes par âge physiologique au cours du développement de la plante, avec les options précitées dans le cas stochastique ;
– production des compartiments d'organes par classe d'âge ontogénique au temps d'observation (*Tob*) défini par l'utilisateur, avec les options précitées dans le cas stochastique ;
– nombre total de phytomères au cours du développement de la plante, avec en option dans le cas stochastique, les valeurs min, max, moyenne et l'écart type ;
– nombre de phytomères par classes d'âge physiologique au cours du développement de la plante, avec les options précitées dans le cas stochastique ;
– production des compartiments d'organes par classes de sous-structures, avec les options précitées dans le cas stochastique. Ces

représentations sont particulièrement adaptées aux inflorescences sans mortalité (colza par exemple).

### Sorties spécifiques

Il existe également des sorties spécifiques, représentant par exemple des aspects géométriques : la vue 3D de la structure ou la vue d'une section d'un axe avec ses limites de cernes.

### Diamètre des axes. Section et profil de tige

Si le calcul explicite de la structure et respectivement des limites de cernes a été effectué, on peut accéder à la représentation des incréments de biomasse sur les axes lors de la croissance secondaire. Elle est abordée selon deux modalités usuelles bien connues en foresterie : sur un axe donné (généralement le tronc), on peut à une hauteur donnée, représenter une section qui présentera les cernes composant les limites de répartitions de la biomasse. De même on peut représenter, généralement sur l'axe primaire (le tronc) le diamètre externe au cours du temps, constituant ainsi le profil de tige. Ces fonctions spécifiques ont été développées dans Gloups.

### Représentation géométrique

La définition d'une géométrie 2D ou 3D nécessite de prendre en compte la répartition, l'orientation et la taille des organes. À partir de la production, en exploitant les facteurs d'allométrie, on définit la taille des organes. Lorsque l'on ne calcule pas la production, des valeurs par défaut sont requises. Nous affectons dans ce cas des facteurs d'échelle constants par âges physiologiques aux divers organes (feuilles, fruits, entrenœuds). Toujours dans ce cas, pour la croissance en diamètre, nous employons une relation empirique polynomiale en fonction du nombre de cycles. La position des organes les uns par rapport aux autres, est, dans tous les cas, construite à partir des longueurs des entrenœuds et des relations topologiques liant ces derniers. Elle requiert des données spécifiques qui caractérisent l'orientation lors des ramifications : ce sont les angles de phyllotaxie et de branchement.

Dans la pratique, on peut ignorer la phyllotaxie pour obtenir des représentations 2D développant la structure à plat, et très utile pour la compréhension.

Dans la représentation 3D, lorsque l'on vise à obtenir une structure géométrique réaliste de la plante, celle-ci requiert des paramètres plus fins dans le calcul de l'orientation des organes dans l'espace.

Comme précisé ci-dessus, à l'insertion, l'orientation est définie par un angle selon une typologie des insertions : orthotrope, plagiotrope, mixte ; elle permet en particulier de contrôler la normale des feuilles. Le long des axes, l'effet de la mécanique, simulée comme une poutre en simple flexion, avec un point d'application paramétrable est simulé. À ces calculs s'ajoutent ceux d'effets locaux, telles que des déviations angulaires permettant par exemple le redressement en bout d'axe, ou, à l'inverse, l'affaissement à l'insertion de certains organes (pour des fruits).

Notons que la représentation en elle-même est généralement déportée dans un outil spécifique (voir chapitre dédié à la représentation et visualisation). Enfin, quand la structure est explicitement calculée, l'utilisateur peut représenter, visualiser et explorer cette dernière à travers des exports vers 2 outils : Ligdraw (dont on donne les principes au chapitre 16) et Xplo (ci-après).

## ⏵⏵ Calibration

### Principes de l'estimation des paramètres

Le modèle GreenLab présente de multiples paramètres que l'on doit préciser pour permettre la simulation dans l'étude d'une plante particulière. L'obtention des paramètres n'est pas toujours une tâche aisée et est dépendante de la complexité de la structure et du fonctionnement de la plante, des données disponibles et des besoins de l'application. Quelle que soit l'espèce, cette obtention suit cependant une procédure itérative sur l'estimation des paramètres à partir des observations terrain, obtenues sur plusieurs individus, soit à divers stades de croissance soit à un même stade (par exemple à la récolte pour une plante annuelle).

La prise de données n'est pas conditionnée à l'usage d'un outil particulier. Il est important que ce dernier respecte l'architecture au sens botanique ; il faut que les mesures effectuées sur les plantes (poids des organes, longueur

des entrenœuds, …) respectent l'organisation de l'architecture par l'indexation selon l'âge physiologique et selon une position dans un axe, afin d'en déduire une date d'apparition. Un langage spécifique peut être utilisé pour coder la structure décrite (AmapMod par exemple) mais dans de nombreux cas, un simple tableur peut suffire.

La procédure de calibration consiste tout d'abord à estimer les paramètres de structure. Les paramètres structuraux sont définis par des études statistiques et peuvent, dans la plupart des cas que nous avons étudiés, être déduit par des outils statistiques (ci-dessous). Les paramètres de structure permettent de construire des simulations structurelles dont la taille des organes est constante (pas de fonctionnement), simulations correspondant à des stades de croissance mesurés. Dans ces simulations structurelles, on calcule les traits agronomiques correspondant à des mesures terrain : poids de fruits, hauteur de la plante, etc. Une fois les paramètres structuraux établis, des fichiers cibles sont construits à partir des résultats des simulations. Ils sont constitués par la description des sorties. Dans ces fichiers, on remplace ensuite les valeurs des traits simulés par celles obtenues sur les plantes réelles.

La définition des paramètres de fonctionnement sera effectuée par des itérations de simulation obtenues en modifiant la valeur des paramètres fonctionnels jusqu'à ce que les différences entre les traits simulés et mesurés deviennent faibles ou à défaut, les plus faibles possibles. Il s'agit donc d'effectuer des régressions.

De multiples méthodes peuvent être employées pour cette calibration. Dans nos travaux, deux méthodes principales ont été implémentées et employées : les moindres carrés généralisés et le recuit simulé.

## Obtention des paramètres structuraux

La définition des paramètres s'inscrit dans une séquence démarrant par la définition des âges physiologiques, par l'étude architecturale jusqu'à l'analyse quantitative des distributions de phytomères pour l'obtention des paramètres des lois stochastiques décrivant l'établissement de la structure.

Cette séquence est décrite ci-dessous :

– l’étude qualitative architecturale conduit à la définition des âges physiologiques, puis à la construction de l’automate en spécifiant les micro et les macro-états ;

– l’analyse stochastique est ensuite prise en compte par l’analyse de distribution, âge physiologique par âge physiologique. On traite dans un premier temps que les axes vivants pour effectuer : l’estimation du rapport de rythme, la définition des paramètres des lois de développement, la ramification, avec, éventuellement, ses couplages. On traite ensuite la mortalité.

La définition des paramètres structuraux relève d’outils de régression simples, non itératifs, s’appuyant sur des relations statistiques issues des distributions de mesures, que l’on applique sur les diverses typologies architecturales observées dans la structure.

En premier lieu, l’obtention des paramètres structuraux requiert une analyse botanique architecturale. Pour chaque typologie d’axe, il faut caractériser les micro et macro-états avec leurs fonctions de transition. L’observation doit également définir les paramètres géométriques (phyllotaxie, angles d’insertions…), si l’on désire effectuer des reconstructions 3D. Il est aussi judicieux de repérer les zones d’apparition des organes, à partir desquelles on pourra définir les âges ontogéniques (d’apparition) et les durées de fonctionnement. Ces analyses de nature plutôt qualitatives sont descriptives.

Ensuite, on cherche à quantifier les processus d’élongation, de ramification et de mort à partir de distributions relevés sur un jeu de données issues de plusieurs plantes (chapitre 11). C’est à ce niveau qu’interviennent des outils d’estimation, principalement basés sur des propriétés statistiques des lois utilisées pour la modélisation du développement, de la ramification et de la viabilité. Ces outils sont simples et évaluent les paramètres de ces lois à partir de formules.

Avec Gloups, deux gammes d’outils peuvent être mobilisés :

– l’outil Gloups-Dev dans l’environnement Matlab qui explore des fichiers de tableurs ;

– des outils spécifiques, écrits en JavaScript, accessibles en ligne, développés dans le contexte de l’enseignement à distance de GreenLab, disponible sur le site : http://greenlab.cirad.fr/GLUVED/html/P3_Tools/map.html

Ces outils permettent tous deux d'estimer les paramètres de développement (paramètres de la loi binomiale négative) soit depuis la liaison moyenne-variance soit depuis l'analyse des cimes. À un âge physiologique donné, l'analyse des cimes permet aussi de déterminer le rapport de rythme et la probabilité de ramification.

Des analyses statistiques plus fines sont aussi possibles par ces outils et par des outils de régression disponibles sur le Web. Ils sont mobilisés dans le cas de la définition des paramètres de croissance amortie, du couplage lors de ramifications, de la détermination de la viabilité. Dans tous ces cas, les outils mobilisés sont indépendants des outils de simulation.

## Obtention des paramètres de fonctionnement

Rappelons que le modèle GreenLab s'exprime comme un système dynamique. Les méthodes classiques d'estimation de paramètres peuvent lui être appliquées, qu'elles soient fondées sur un critère de maximum de vraisemblance ou sur une descente de gradient (méthodes de Newton).

Les traits agronomiques les plus pertinents pour l'identification des paramètres sont généralement les masses des organes. Ces derniers résultent du fonctionnement de la plante et traduisent un historique des compétitions, donc des équilibres entre sources et puits.

Tout comme pour l'établissement des paramètres de structures, il est souvent intéressant de considérer des plantes à différents stades de croissance, dans une même population mono-spécifique.

### Procédure type de calibration des paramètres de fonctionnement

Cette procédure est issue de l'expérience acquise sur de nombreuses plantes. Elle spécifie un canevas indicatif, mais qui s'est montré efficace sur de nombreuses applications. Il est sous-entendu que les paramètres structuraux ont déjà été calibrés à ce stade. La procédure se décline en 4 étapes. L'identification n'étant pas souhaitable sur l'ensemble des paramètres, elle s'effectue petit à petit en bouclant dans la dernière étape jusqu'à obtenir un jeu de paramètres satisfaisant et stable.

### Étape 1

La structure de la plante est simulée aux diverses dates d’observation. Ces simulations (en général stochastiques) vont permettre de définir des données structurelles, tel que le nombre d’organes par âge physiologique aux dates d’observation. Elles vont aussi définir des masses par défaut (constantes car le fonctionnement n’a pas été calculé).

### Étape 2

Les paramètres fonctionnels liés à la phénologie des organes et à leur allométrie sont déterminés directement des observations ou par des moyens statistiques simples. Dans les paramètres de phénologie on identifiera en particulier :

Le cycle d’apparition. Typiquement, la floraison intervient rarement aux premiers stades, elle s’exprime au bout d’un certain nombre de cycles.

- la durée d’expansion (le nombre de cycles nécessaire pour qu’un organe arrive à maturité et cesse de croître) ;
- la durée de fonctionnement (par définition supérieure à celle d’expansion) ;
- ces paramètres de phénologie peuvent varier selon l’âge physiologique.

La même méthodologie « observations, mesures, statistiques » est employée pour définir les paramètres d’allométrie des organes. Ces derniers sont pesés *in situ* quand cela est possible (le modèle GreenLab travaille en biomasse « fraiche »). Les coefficients de forme (deux pour les entrenœuds et un seul pour les autres organes) sont ensuite déterminés à partir de mesures métriques. Les mesures opérées sont les longueurs et diamètres de la moelle pour les entrenœuds, les diamètres des fruits, les surfaces des feuilles. Dans ce dernier cas, on peut mobiliser un outil spécifique développé à Amap, le module Leaver (Borianne *et al.*, 2012) dans l’outil Toaster(2) http://amap-collaboratif.cirad.fr/pages_logiciels/index.php?page=leaver

### Étape 3

Constitution d’un fichier cible qui décrit le résultat d’une simulation théorique qui serait conforme aux plantes mesurées. Il va donc contenir des

informations de nature structurelle, en particulier le nombre d'éléments dans chaque cohorte de chaque type d'organe aux dates d'observations simulées. Il va également comprendre les traits agronomiques mesurés aux cycles d'observations. Lors du processus de calibration les valeurs du fichier cible vont être comparées aux simulations. La distance entre les valeurs fournies par les paramètres candidats et celles du fichier cible définit ce que l'on appelle un coût, que l'on va chercher à minimiser tout en s'assurant de la stabilité des paramètres. L'établissement du fichier cible est donc une étape importante, elle serait cependant laborieuse si elle devait s'effectuer totalement par l'utilisateur. Dans Gloups, le simulateur offre la possibilité de générer des fichiers cibles, en spécifiant simplement les cycles d'observations. À l'issue de la calibration des paramètres structuraux, l'utilisateur va simplement corriger le fichier cible généré par le simulateur. Il va supprimer les traits agronomiques qu'il n'a pas mesurés, et va remplacer les traits calculés avec des valeurs par défaut par les valeurs issues de l'analyse des mesures (moyenne et variance en général).

### Étape 4

C'est l'étape de la calibration des paramètres fonctionnels proprement dits. Les paramètres cibles vont être ajustés par une méthode spécifique (les moindres carrés généralisés, le recuit simulé ou autre) aux données du terrain. Dans le principe, l'ajustement va confronter les statistiques établies sur des réalisations aléatoires obtenues par le simulateur avec les statistiques obtenues sur le terrain. Les paramètres cibles sont petit à petit modifiés jusqu'à obtention d'une convergence acceptable.

Les paramètres fonctionnels sont estimés progressivement en partant de ceux de l'équation de production. On attribue des valeurs par défaut et on calibre un premier groupe réduit de paramètres en bloquant les autres. On rajoute ensuite le deuxième jeu et ainsi de suite.

Le premier groupe de paramètres estimé est traditionnellement celui entrant dans l'équation de production, à savoir la surface de production *Sp*, le coefficient d'efficience de l'eau *r* et le coefficient d'extinction *k* de la loi de Lambert-Beer. Il est usuel de définir par défaut des valeurs reflétant des conditions du terrain. À titre d'exemples, on peut choisir une valeur de *Sp* proche de la densité, exprimée en nombre d'individus par hectare, classiquement de 2000 à 50000 pour des cultures usuelles ; pour le

coefficient d’efficience de l’eau, on choisit une valeur comprise entre 8 et 10, correspondant à l’inverse de l’efficience exprimée en pourcentage. Le coefficient $k$ est initialisé à la valeur unitaire. Les fonctions puits des organes sont initialisées à des constantes en fonction des poids relatifs moyens mesurés sur les organes.

À l’issue de l’obtention d’une première estimation des paramètres dans l’équation de production, on approfondit la définition des fonctions puits et sources en fonction de la dynamique qualitative des organes. Il s’agit en effet de déterminer la force de puits et les paramètres $B_{o1}$ et $B_{o2}$ régissant l’expansion des organes. On initialisera ainsi les valeurs $B_{o1}$ et $B_{o2}$ selon la dynamique du développement moyen de chaque type d’organe. Usuellement sur de petits organes, au développement lissé, les valeurs de $B_{o1}$ et $B_{o2}$ seront estimées faibles et voisines. La force puits caractérisant le développement d’une fructification tardive et forte consommatrice de biomasse (épi de maïs, capitule du tournesol) serait initialisée avec une valeur $B_{o2}$ forte et $B_{o1}$ faible.

On termine la calibration par les paramètres décrivant la fonction puits des cernes.

Cette démarche est une procédure qui affine petit à petit l’estimation des paramètres en mobilisant un outil spécifique, nommé Gloups_A (A pour Analyse), variante de l’outil de simulation décrit jusqu’ici.

### Outil de calibration des paramètres fonctionnels : Gloups_A

Nous avons choisi, dans notre implémentation du modèle GreenLab, de différencier les codes de l’application de simulation de celle de la calibration, bien que tous deux exploitent de nombreux modules communs. La principale raison vient du fait qu’en pratique, les applications mobilisent la plupart du temps une expression stochastique du modèle. Dans ce contexte, la simulation permet d’instancier un certain nombre de plantes virtuelles stochastiques. Les données statistiques (moyennes, variances) destinées à être confrontées aux mesures et à la calibration sont définies sur la base des plantes simulées. Or, dans de multiples cas, notamment sur les aspects structurels, ces données statistiques et probabilistes sont définies a

priori, sans besoin d'instancier des réalisations stochastiques. Ainsi, dans Gloups_A, l'axe de développement contient à chaque cycle, les probabilités de développement, de mort et de branchement. Il n'y a donc qu'un seul axe par âge physiologique calculé.

D'autres arguments plaident pour ce choix : le processus de calibration lui-même, et l'analyse des résultats. L'estimation des paramètres fonctionnels va faire appel à des outils de régression (les moindres carrés ou le recuit simulé dans notre cas). L'implémentation de ces fonctions, et surtout le contexte pour mettre en œuvre la calibration (choix des paramètres, analyse et présentation des sorties) génère des codes sans intérêt dans un contexte strict de simulation. Les sorties de calibration présentent également des différences : en calibration, il est souvent intéressant de restituer des valeurs de traits agronomiques à des stades physiologiques et des stades de croissances différents. En effet, ces stades de croissance peuvent être à la fois les stades utilisés par la calibration (ceux du fichier cibles), mais également d'autres stades, servant de témoins pour valider la calibration. Dans un contexte strict de simulation, cette différenciation n'a pas de sens. En revanche, les sorties exhaustives (en 3D), coûteuses en temps et en mémoire, n'ont pas d'intérêt particulier dans le processus de calibration. De ces remarques on déduit la structure et le contenu de l'outil d'analyse Gloups_A.

Dans la phase d'initialisation, on retrouve le chargement des paramètres de simulation (dont les valeurs des paramètres fonctionnels sont initialisées par défaut) et du fichier cible. On procède à une redéfinition éventuelle de l'âge final en fonction des cycles d'observation ou des cycles témoins. La lecture des paramètres de calibration (nature de la méthode avec ses paramètres) est ensuite effectuée.

Dans l'estimation des paramètres de structure, on effectue les simulations à l'âge final. Dans Gloups_A, on effectue le calcul des axes de développements probabilistes (et non pas des instanciations stochastiques). Aux constructions des cohortes d'organes sont associées moyennes et variances des cardinaux des cohortes (à tous les stades de développement).

Pour l'estimation des paramètres de fonctionnement, contrairement à l'outil de simulation, on répète le calcul de la production en faisant varier les valeurs des paramètres à calibrer. Une étape se décrit donc ainsi :

– elle débute par la génération d'un nouveau jeu de paramètres fonctionnels *via* l'introduction d'aléas soit gaussien dans le cadre des moindres carrés généralisés, soit dégressifs avec le nombre d'étapes réalisées dans le cas du recuit simulé (*via* une fonction température voir plus loin) ;
– suit une simulation avec ce jeu et la comparaison des traits avec ceux du fichier cible (calcul du coût, c'est-à-dire d'une somme de distances entre traits simulés et présents dans le fichier) ;
– en fonction de la distance obtenue, on sélectionne ou non le jeu de paramètres qui vient d'être testé ;
– enfin, on boucle pour une nouvelle étape si la distance est supérieure à un certain seuil et que l'on n'a pas atteint un nombre maximal d'itérations.

En sorties des résultats, on rappelle le meilleur jeu de paramètres obtenu avec courbes et graphiques classiques (ceux de la simulation stricte pour ce jeu), plus des représentations dédiés aux étapes d'observations. À l'issue de la calibration, on dispose également des coûts à chaque étape avec les valeurs associés des paramètres. Ces données permettent d'apprécier la stabilité de la solution proposée.

## Outils de simulation de la structure et du fonctionnement des plantes développés au sein de l'unité Amap

Le développement logiciel est une composante forte au sein de l'unité Amap, depuis son origine jusqu'à nos jours. Depuis sa création, à la fin des années 1980, le laboratoire Amap s'est attribué une vocation de spécialiste dans le développement des modèles de croissance des plantes (Barthélémy *et al.*, 2007) à partir des concepts architecturaux développés par Francis Hallé et de ses collègues.

Ces modèles ont donné naissance à une génération de logiciels (la gamme Amap) qui correspondent à l'implémentation successive de différents paradigmes de modélisation (modèles stochastiques de la trajectoire des méristèmes, automates discrets probabilistes, modèles résistifs, automates discrets hiérarchisés, etc.).

Ils couvrent aujourd'hui un spectre bien plus large concernant de multiples domaines. Une liste non exhaustive est accessible depuis le site de l'unité de recherche à partir du lien suivant : http://amap.cirad.fr/fr/production_logiciel.php.

### Les outils pionniers

Le premier prototype de simulation de l'architecture des plantes a vu le jour à la fin des années 1970, créé par Philippe de Reffye pendant sa thèse (De Reffye, 1979). Implémenté sur un petit calculateur, il initie une longue génération d'outils. Les évolutions des outils reflètent conjointement les avancées sur la modélisation et celles des technologies de l'information, tant sur les aspects matériels que sur les aspects logiciels (systèmes d'exploitation, langages de programmation).

L'outil pionnier de 1979 tourne sur un calculateur Hewlett Packard HP9825A avec un système propriétaire en langage HPL. Il effectue des sorties sous la forme de tables de chiffres et d'un fichier de tracés bidimensionnels, représentant ainsi la structure simulée sur un traceur externe. Dans ce premier outil, la structure du code est compacte, intégrant à la fois la simulation et la représentation. La simulation du modèle, purement structurelle, est construite en préfixé, à un âge donné par avance. Le tracé s'effectue dans la foulée sur un traceur mono-couleur compatible avec le calculateur, le HP9862. La structure est calculée dans l'espace tridimensionnel, mais la représentation des organes est figée à des formes bidimensionnelles textuelles : la feuille est matérialisée par le tracé de 2 parenthèses, le fruit par le tracé d'une étoile.





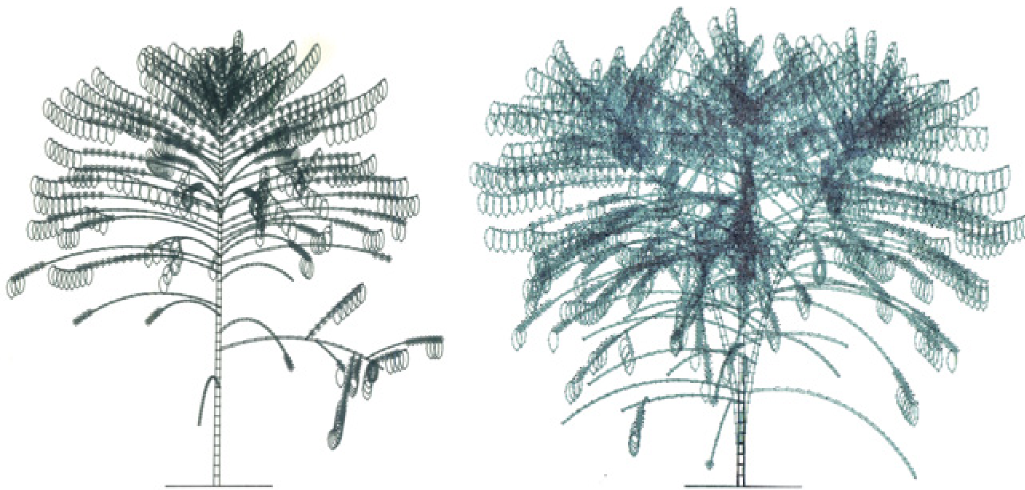


**Figure 15.13.** Deux tracés obtenus sur le traceur HP9862 (De Reffye, Cirad, 1978).

La génération suivante développée tour à tour sur des machines Bull Mini6 puis Data Général, toujours sur des systèmes propriétaires, est ensuite implémentée dans le langage scientifique de l'époque, le Fortran, toujours en usage aujourd'hui.






**Figure 15.14.** Tableau de bord d'un CII Bull Mini6 (1984) et premières images d'arbres sur un écran semi graphique relié à un calculateur Data Général (1985).

Dans ces travaux datant du milieu des années 80, l'évolution de l'implémentation du modèle concerne d'abord les aspects représentation et visualisation. Dans un premier temps, les calculs géométriques deviennent totalement tridimensionnels avec l'usage de formes prédéfinies (feuilles, fleurs, bout de branche), et non plus de symboles graphiques. Le traceur employé devient un traceur à plume Benson, autorisant 4 couleurs distinctes, permettant ainsi les premiers croquis couleurs.

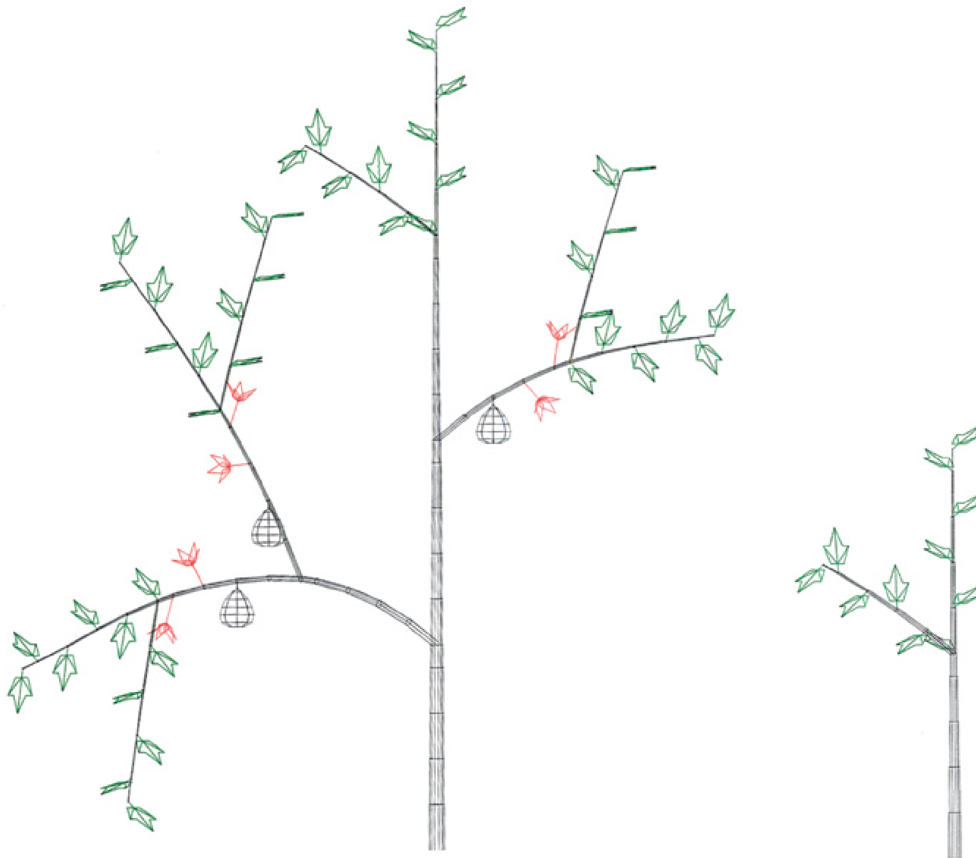


**Figure 15.15.** Tracés Benson (Jaeger, Cirad, 1984).

Les sorties géométriques sont ensuite déportées, et la représentation devient totalement tridimensionnelle dans une tache déconnectée de la simulation. Ces sorties géométriques permettent d'obtenir les premières visualisations 3D interactives de plantes simulées, sur une machine vectorielle Evans et Sutherland PS300 de l'université de Strasbourg.

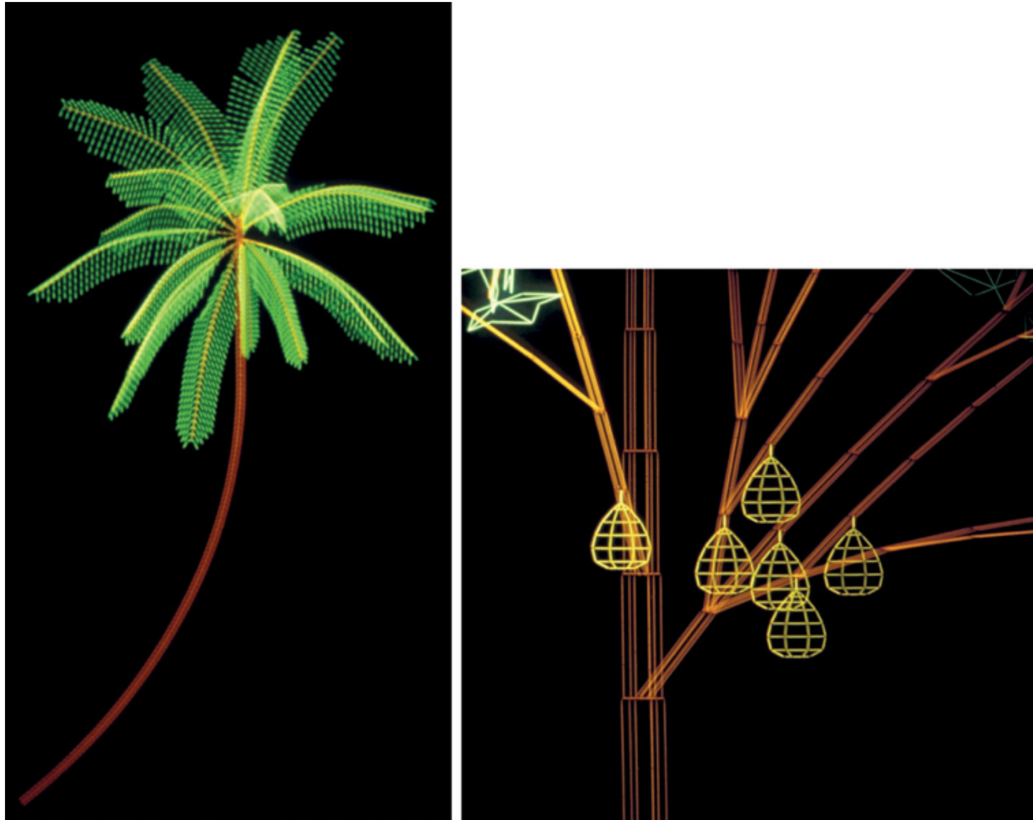


**Figure 15.16.** Représentations vectorielles d'un cocotier et zoom sur une simulation d'un modèle de Rauh et photographies d'un écran d'une station Evans et Sutherland (PS 300) à l'IBMC de l'université de Strasbourg (Jaeger, Cirad, Université de Strasbourg, 1985).

Au Cirad, les chercheurs s'équipent d'un écran graphique raster, le Tektronix 4107 qui permet des visualisations en 16 couleurs. Dans cette version Fortran, l'outil de simulation devient générique, il autorise à la fois la construction d'arbres, de fleurs, de cultures, de palmier, d'inflorescences. Ceci est rendu possible par l'usage du modèle à différents niveaux avec des paramétrages différents. Tout d'abord, la notion botanique de réitération totale et partielle est implémentée. Elle permet de construire des arbres faisant apparaître des branches maîtresses. On autorise ensuite le logiciel à ramifier selon des jeux de paramètres distincts, empilant ainsi des structures de nature différentes. On peut ainsi construire des grandes herbes en exploitant trois niveaux : l'un souterrain, construisant un rhizome, un second pour la structure principale porteuse, et enfin une dernière composant les pièces florales. Un autre exemple est celui de la vigne, où les jeux de paramètres décrivent respectivement le cep, les rameaux, et les grappes. La représentation graphique, dans un premier temps limitée à l'exploitation des tracés Benson, s'étoffe. Elle intègre tour à tour la perspective, puis la représentation surfacique, puis l'illumination.



**Figure 15.17.** Représentations de caféiers et cotonnier et parterres de fleurs. (De Reffye, Jaeger, Cirad, 1987-1988).

**À droite** : photographie d'écran d'une représentation de simulation d'un jeune cotonnier, avec des feuilles représentées par des polygones pleins et dont la couleur est fonction de l'orientation par rapport à la direction de la lumière. **À gauche** : parterre de fleurs calculé en une unique simulation avec trois structures, le rhizome, non affiché, les axes feuillés et les fleurs.

Par ailleurs, l'outil de simulation se complète d'un outil de saisie des paramètres. La génération de la géométrie s'appuie sur la définition d'un squelette en 3D, que l'on habille et visualise dans les outils de visualisation. Les premières scènes de paysages virtuels sont créées.

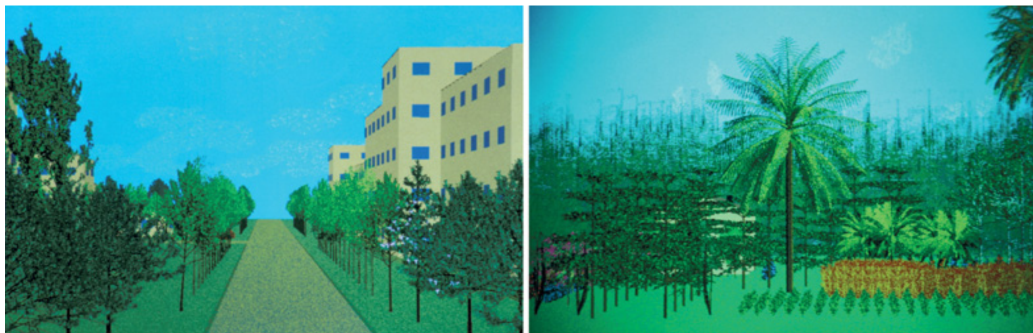


**Figure 15.18.** Premières scènes de paysage urbain et agricoles (Jaeger, Cirad, 1987).

### L'ère graphique et les premières valorisations

L'apparition des stations de travail (CAO) tels que les stations Silicon Graphics permettent la diffusion du modèle Amap. En réécrivant les codes de calcul en langage C, dans un environnement relativement standard, le système Unix/Irix, le simulateur implémentant le modèle Amap peut alors être distribué et utilisé comme un générateur d'objet 3D (De Reffye *et al.,* 1988 ;

Jaeger, 1992). Le développement d'outils de saisie et d'édition de paysages permet au laboratoire Amap d'apporter une des premières solutions de planification virtuelle aux professionnels de l'image, des architectes urbanistes, des paysagistes et des gestionnaires du territoire (Saito *et al*., 1993).



**Figure 15.19.** L'ère des stations de travail graphiques, dédiés à la CAO ; ces machines permettent des représentations réalistes de plantes simulées et des scènes intégrant de nombreux éléments végétaux, jusqu'au paysage.

Au début des années 1990, cette génération de simulateurs va permettre les transferts technologiques et les applications audio-visuelles, en particulier le développement de la gamme Amap. Grâce à la souplesse de construction des structures et une large bibliothèque de paramètres de plantes, cette génération est encore aujourd'hui celle commercialisée par Bionatics SA.

### Gamme d'outils de Bionatics SA

L'outil de simulation des plantes développé dans les années 1980 en langage C, porté dans des environnements Linux et Windows, fut commercialisé par JMG Graphics dès le début des années 1990. À la fin de ces années, le distributeur, devenu Bionatics SA, a mis sur le marché des versions intégrées (ce que l'on appelle dans le jargon informatique des *plug-in*) dans des applications variées. Le principe d'usage est simple. L'utilisateur choisit graphiquement une plante dans une librairie et un âge de simulation. Selon le contexte, il accède à d'autres contrôles plus fin, concernant soit des paramètres de simulation de la plante ou des propriétés des sorties.

Techniquement, il s'agit de créer des interfaces spécifiques, qui permettent le contrôle des paramètres d'entrée et de sortie du simulateur en respectant l'ergonomie, les principes et les fonctionnalités de l'application hôte.

Ainsi, dans les applications professionnelles nécessitant un bon rendu visuel, l'outil de simulation est un générateur d'objet 3D polygonaux, contrôlé par des grands outils professionnels en architecture (AutoCad) ou en synthèse d'image (Maya). Dans ces applications professionnelles, des sorties spécifiques permettent aux utilisateurs de contrôler la qualité visuelle et la complexité géométrique d'une plante simulée. Dans les paramètres de simulation, l'utilisateur peut choisir la saison, moduler la densité des branches ou du feuillage, choisir des tirages aléatoires différents. Il peut aussi redéfinir des propriétés visuelles fines de couleurs, de textures d'écorces ou de feuilles ou encore choisir de les ignorer pour utiliser celles de l'outil hébergeant le simulateur.

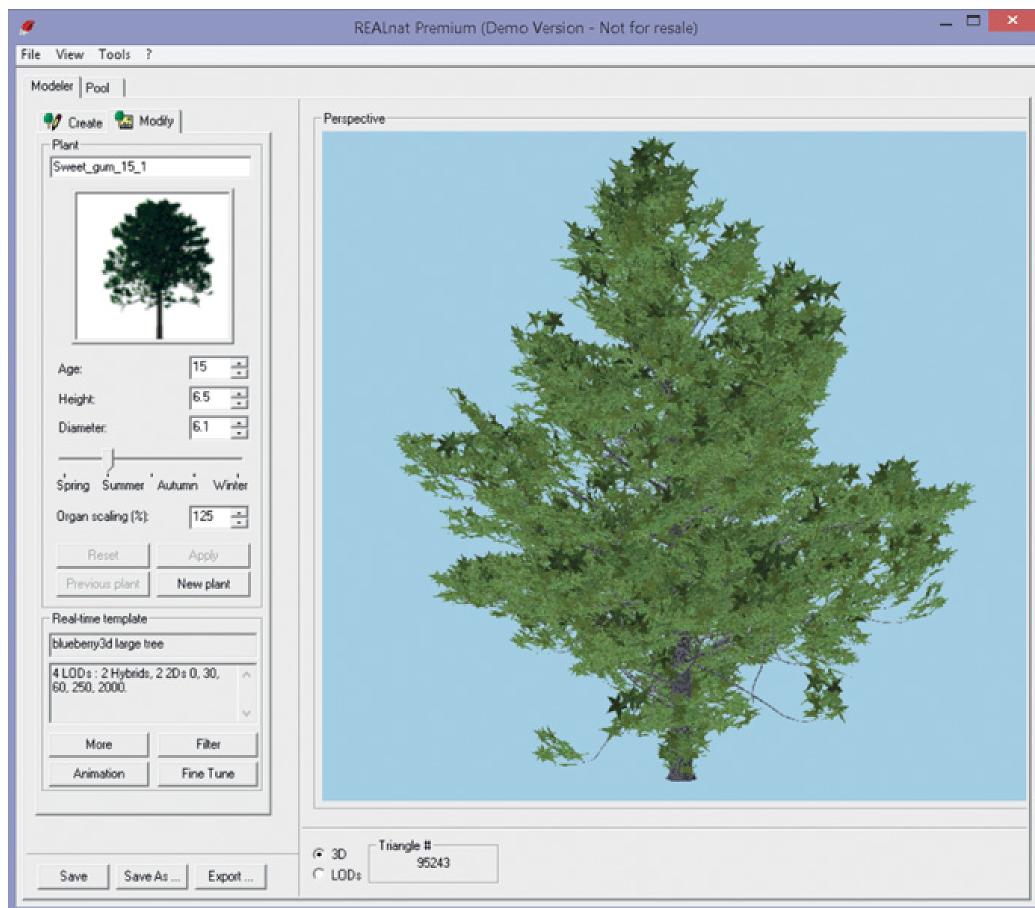



**Figure 15.20.** Capture d'écran de l'outil Bionatics RealNat® (Jaeger, Cirad).

Dans LandSim3D, l'application professionnelle destinée à la représentation de l'aménagement de grands espaces, décrite dans le chapitre 17, l'utilisateur peut simplement définir une espèce avec un intervalle d'âge et de graines aléatoires. Il définit aussi les distances auxquelles les plantes devront être

vues. L'application hôte relance les calculs nécessaires pour des variations de date et de saison et définit la précision des sorties géométriques.

### De nouveaux prototypes pour la recherche

Parallèlement à ces développements stimulés par le marché de la synthèse d'image et ses applications, l'outil de simulation est revisité selon diverses variantes afin d'intégrer des évolutions concernant à la fois des aspects structuraux et fonctionnels.

Avec AmapPara, est réalisée une implémentation employant le parcours en largeur. AmapPara s'appuie sur une représentation de la topologie et de la géométrie des plantes, ainsi que sur une discrétisation de l'espace en voxels. L'implémentation autorise les calculs de croissance spatialisés dans l'espace voxélisé de plusieurs plantes. Elle permet donc la simulation de la compétition spatiale (en particulier la gêne physique entre plantes voisines) (Blaise *et al*., 1994 ; Blaise *et al*., 1996). Des éléments mécaniques sont ensuite introduits dans cette version, simulant des processus de rétroaction dans les courbures des tiges, ainsi que l'apparition de bois de tensions-compressions au sein des cernes, définissant ainsi l'outil Amap Méca (Fourcaud, 1995 ; Fourcaud *et al*., 1998).

La brique botanique élémentaire dans les approches d'Amap est celle de l'entrenœud, élément d'axe compris entre deux feuilles successives. Le cycle élémentaire de simulation est cependant l'unité de croissance, constituée d'un nombre variable d'entrenœuds. Dans les simulations, les unités de croissances construisent des axes, intégrant une probabilité de pause et de mortalité. Les ramifications sont développées à l'aisselle des feuilles en bout d'entrenœud. Les paramètres structuraux (nombre de nœuds par unité de croissance, probabilités de dormance, de ramification, de mortalité) sont indexés selon l'ordre de ramification dans ces approches pionnières d'Amap. Les paramètres géométriques dans ces approches sont descriptifs, parfois indexés sur l'ordre de ramification. En particulier les tailles des organes sont identiques pour un ordre donné. Le diamètre des axes est calculé par des fonctions polynomiales qui dépendent de l'ordre de ramification et du nombre de cycles de croissance.

Les évolutions suivantes visent à apporter des éléments de fonctionnements aux maquettes purement structurelles, et donc ainsi permettre le calcul du développement et par là-même le calcul de la taille des organes. D'autre part l'indexation des propriétés selon l'ordre de ramification est remise en cause, au profit d'une typologie calquée sur un ordre physiologique et non plus liée au degré de branchement. L'évolution des diverses générations d'implémentation peut être représentée selon le schéma suivant.

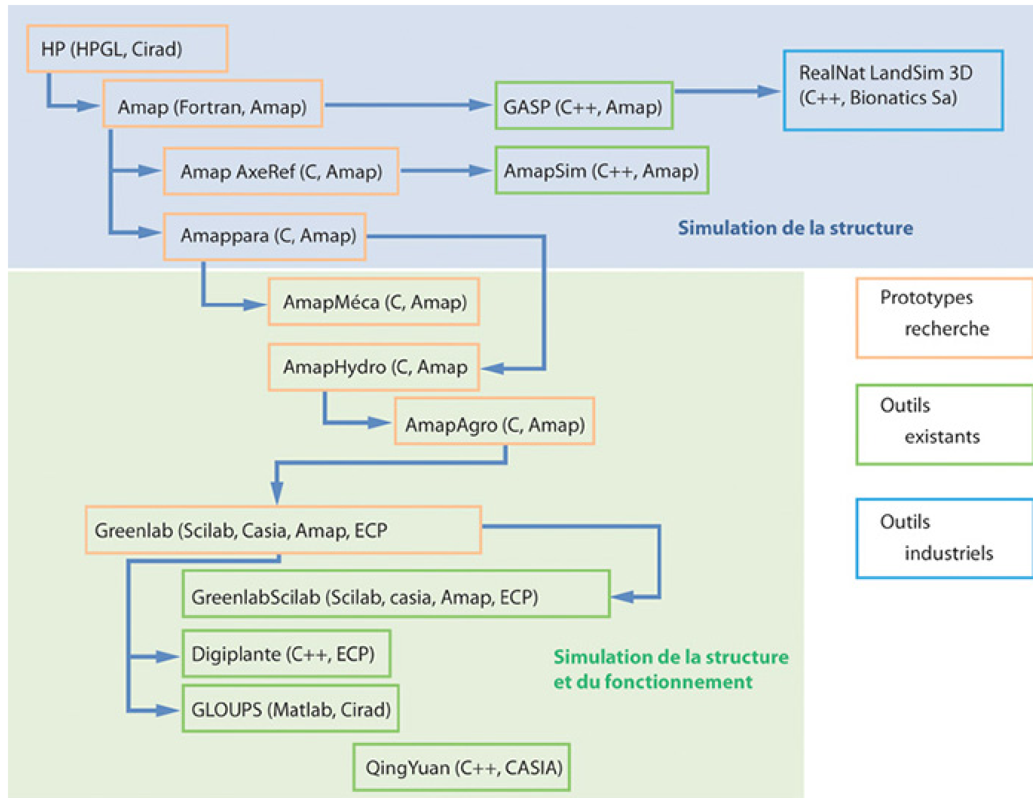



**Figure 15.21.** Schéma de la genèse des outils de simulation de la gamme Amap.

### Vers le fonctionnement

AmapAgro est une évolution d'AmapPara, qui vise à calculer la production cycle par cycle. Dans AmapAgro, les assimilas produits par les feuilles sont distribués sur l'architecture aux différents compartiments en utilisant le système de ramification comme un transport. Dans cet outil prototype, la construction de la structure suit par héritage de AmapPara, le parcours en largeur. Cette évolution marque la première tentative d'introduction du fonctionnement dans les implémentations des modèles, jusqu'ici strictement structurels (Fourcaud *et al.*, 1997). En parallèle, avec des coûts mémoire et des calculs importants, la taille des organes devient une fonction simulée. Il en est de même pour les diamètres des axes (la croissance secondaire des arbres) qui sont fonction de la surface foliaire portée. AmapAgro hérite également des fonctionnalités de simultanéité dans la plante et entre plantes. Avec ses développements sur le fonctionnel, les phénomènes de compétition tels que l'interception de la lumière, le partage global des ressources en eau peuvent être explorés. En corollaire, cet outil permet de représenter l'influence de la densité du peuplement et des itinéraires techniques (éclaircie, élagage) sur le développement aérien de l'arbre et sur la production ligneuse (diamètre des troncs et des branches, distribution des cernes dans le tronc).

Les concepts botaniques évoluent également dans le même temps, conduisant à une nouvelle lignée de simulateurs, dont les paramètres ne sont plus indexés sur la notion d'ordre mais sur celle d'un gradient

morphogénétique, gradient que l'on code dans un axe dit de référence (chapitre 2). Cet axe permet d'avoir une typologie plus fine que les ordres de ramification ; mais la différence ne s'arrête pas là. Avec l'axe de référence, la ramification ne suit pas obligatoirement la notion d'ordre. Dans une même unité de croissance du tronc (donc d'ordre 1) peuvent ramifier des branches (d'ordre 2) ou des rameaux courts (ayant des typologies d'ordre 3 ou 4). Ce cas est très répandu.

AmapSim (Rey *et al*., 1998 ; Barczi *et al*., 2008) implémente cette notion d'axe de référence (De Reffye *et al*., 1991). Même si la boucle de simulation reste proche des anciens simulateurs, l'organisation des données est grandement modifiée. Par ailleurs, avec le développement de nouveaux langages plus appropriés à la gestion dynamique de la mémoire, cette écriture est effectuée dans le langage C, sans interface conviviale au départ.

Rendre les outils de simulation modulaires, portables et fiables autorise la construction d'applications ciblées pour le monde professionnel. Dans un contexte de recherche plus exploratoire, l'intégration de l'outil de simulation dans des plates-formes logicielles généralistes permet la comparaison avec d'autres approches, l'usage d'outils d'analyse de résultats, des échanges de données voire de couplage avec d'autres modèles en amont ou en aval de la simulation structure fonction de la plante individuelle.

AmapSim sera repris dans ce contexte par Jean-François Barczi, qui le développe avec l'environnement *Qt*. Cela permet un portage facilité sous divers systèmes d'exploitation. Dans ses dernières versions, l'outil AmapSim II (Barczi *et al*., 2008) est complété par un ensemble de procédures ouvertes qui permettent à une application externe de communiquer dynamiquement avec ce noyau de simulation : soit pour modifier le comportement de la simulation, soit pour extraire ou associer des données complémentaires au cours de la simulation. Le logiciel est diffusé sous la forme d'un package incluant les outils de d'édition de paramètres, de simulation, de visualisation et de contrôle ; des bases de données de référence ; une documentation technique et des exemples d'utilisation d'applications externes.

### Des développements périphériques

D'autres développements logiciels et méthodologiques, parfois d'ampleur, ont été conçus en liaison avec les trois générations de simulateurs. On peut en particulier citer AmapMod (Godin, 1997) pour la constitution et l'exploration de bases de données d'architectures de plantes ainsi que l'analyse statistique d'échantillons de données extraits de ces bases. Les fondements d'AmapMod s'appuient d'une part sur une représentation de la structure des arbres selon un graphe multi-échelle, et d'autre part sur un langage *ad hoc* (les MTG) permettant le codage topologique de tels graphes. On peut également citer des travaux ciblant explicitement les échanges radiatifs, en particulier les outils Archimed qui permettent la simulation fine du bilan radiatif, de la photosynthèse et de la transpiration de formations végétales à l'échelle de placettes.

# Partie 4

## Applications agronomiques et perspectives dans les autres domaines

# Chapitre 16

# Modèles pour la représentation et la visualisation des plantes et des paysages

Marc Jaeger, Gérard Subsol

Philippe de Reffye, XiaoPeng Zhang, QingQiong Deng, Chao Zhu, Nicolas Janey, Pierre Dinouard, Vincent le Chevalier ont contribué à ce chapitre.

Dans ce chapitre, nous abordons plus spécifiquement la représentation et la visualisation de plantes et couverts végétaux simulés.

Nous avons souligné, dans le chapitre 15, l'intérêt de la représentation des plantes simulées, sous forme de maquettes 3D à l'échelle de la plante jusqu'au paysage.

Nous définirons d'abord ce que nous entendons par représentation et par visualisation. La représentation des plantes, et plus généralement celle des phénomènes naturels, fut et reste un moteur important de recherches conduites en synthèse d'image. Celle-ci fut à l'origine de concepts importants, c'est pourquoi nous commencerons par rappeler quelques approches pionnières dans ce domaine. Nous détaillerons ensuite quelques modèles dits géométriques, en particulier les L-systèmes, très répandus aujourd'hui, y compris dans la sphère agronomique. Nous aborderons enfin les spécificités des représentations tridimensionnelles des plantes simulées, avant de dresser un panorama des approches basées sur des représentations d'images, simulées ou obtenues à partir de vues réelles.

L'obtention de l'image d'un végétal ou d'un paysage simulé sur un support tel qu'un écran obéit au même schéma que l'obtention d'une image d'un objet dit artificiel. La création des images par les techniques d'infographie

3D s’inscrit dans un enchaînement d’étapes que l’on peut résumer comme suit :

– la modélisation des objets de la scène en trois dimensions ;
– la définition des paramètres de vues ;
– la définition des paramètres et modèles d’éclairage ;
– les créations et les affectations des matériaux de surface et des textures ;
– la définition du mode de rendu et le calcul des images proprement dit.

Créer une image de synthèse (utilisation du gratuiciel Blender).

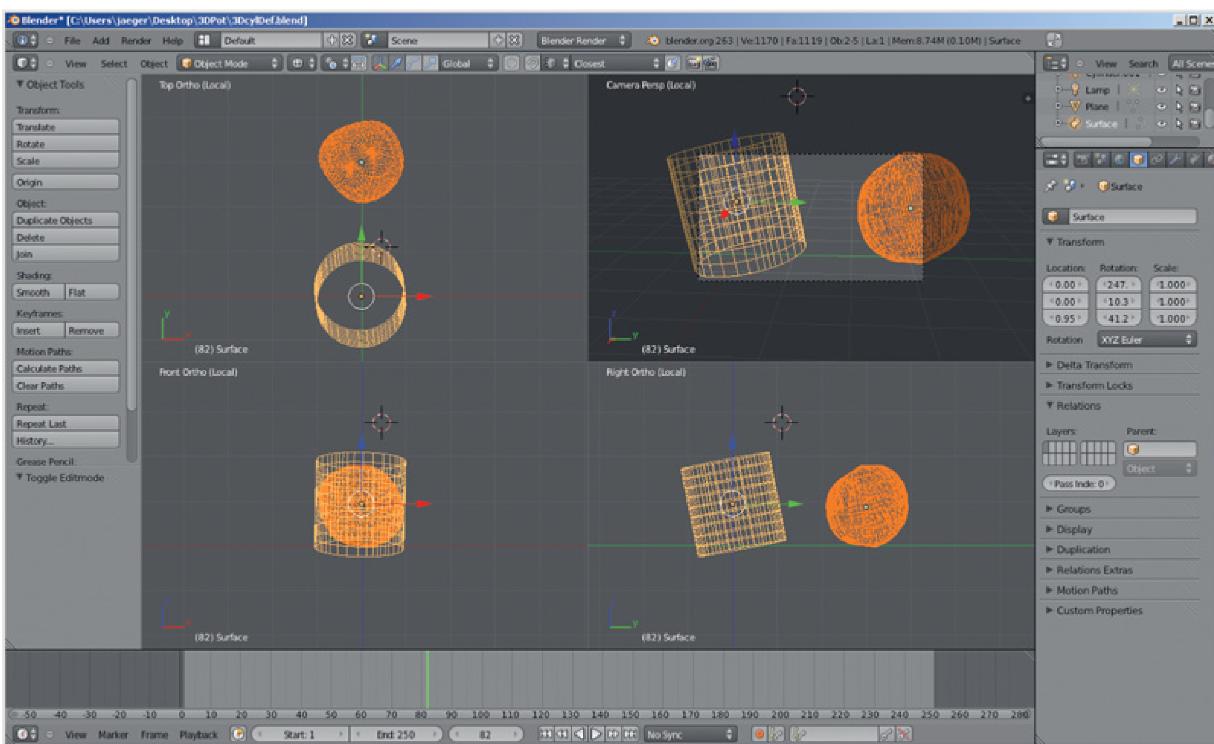



**Figure 16.1.** Étape 1. Définition de géométries pour modéliser les objets de la scène.

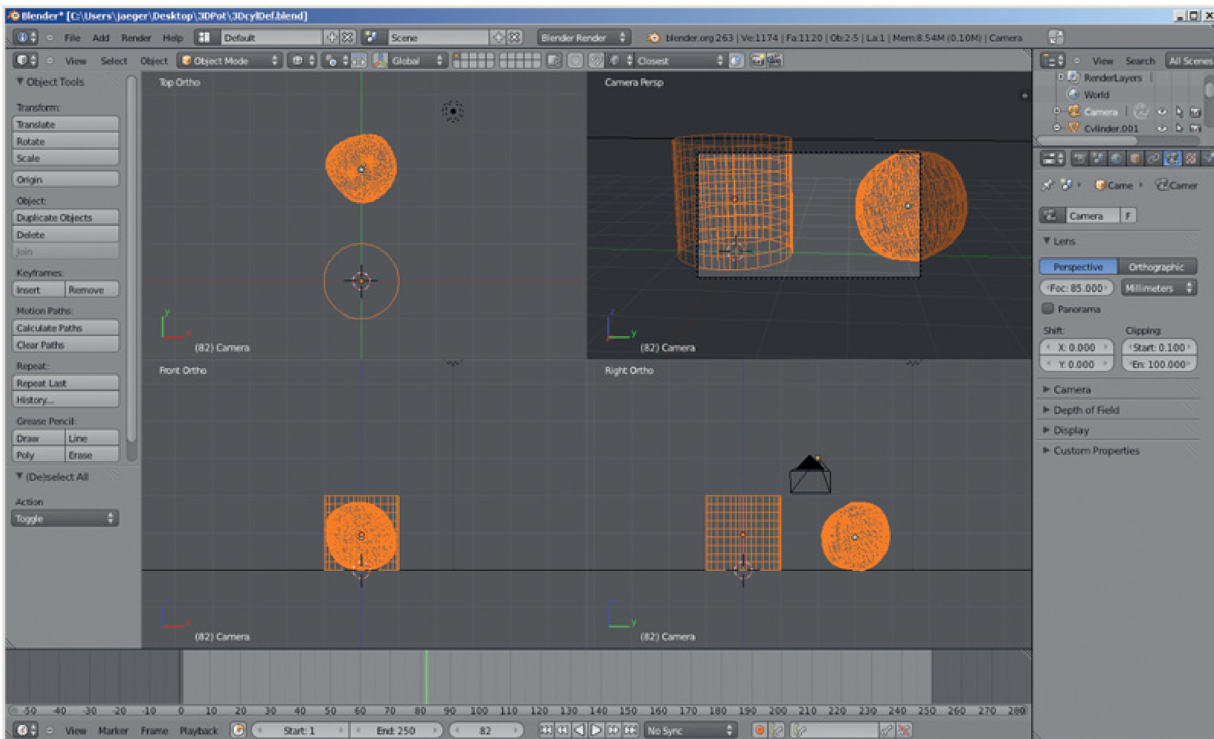



**Figure 16.2.** Étape 2. Définition de paramètres de vue (caméra) pour visualiser la scène.

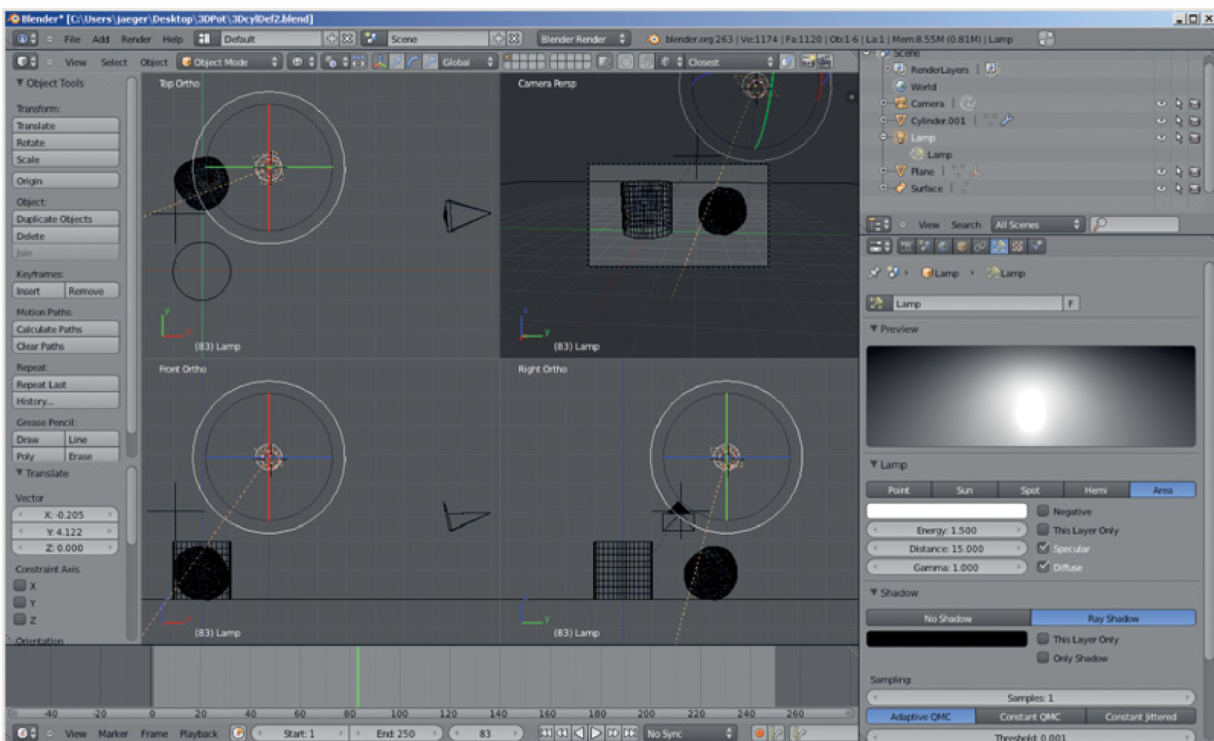



**Figure 16.3.** Étape 3. Définition de sources d'éclairages pour illuminer la scène.

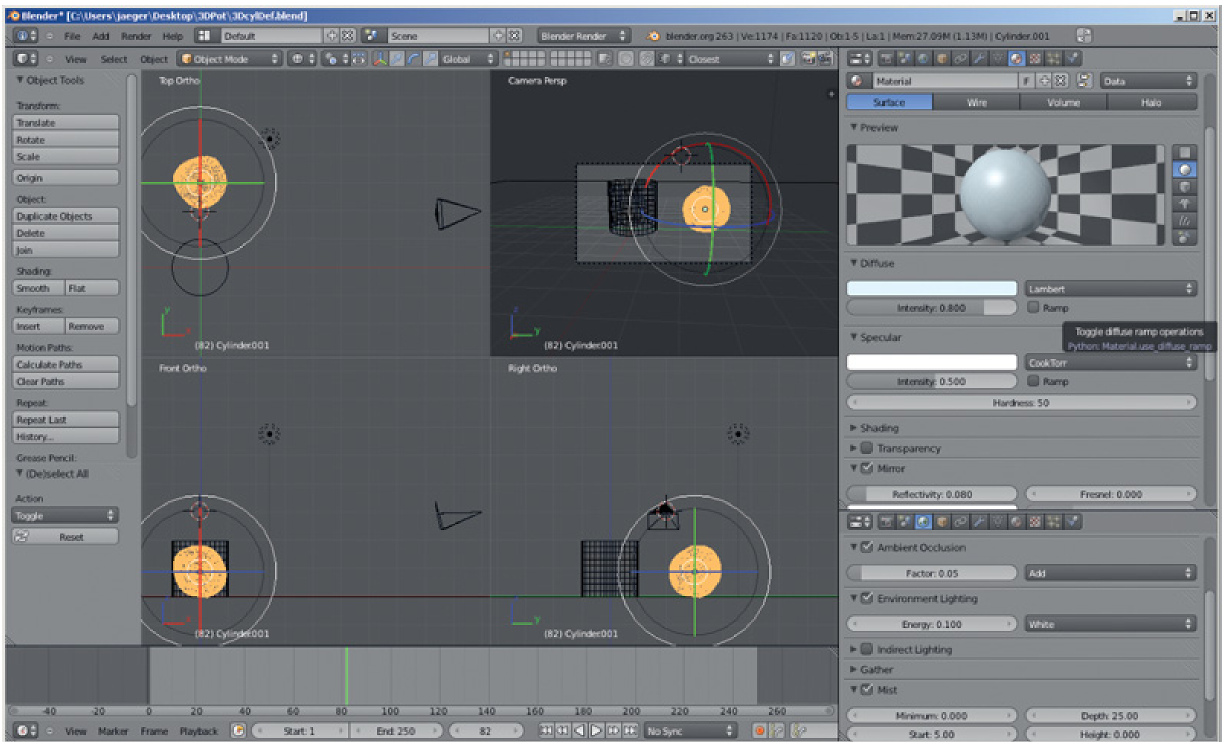



**Figure 16.4.** Étape 4. Définition de propriétés de surface des objets de la scène.

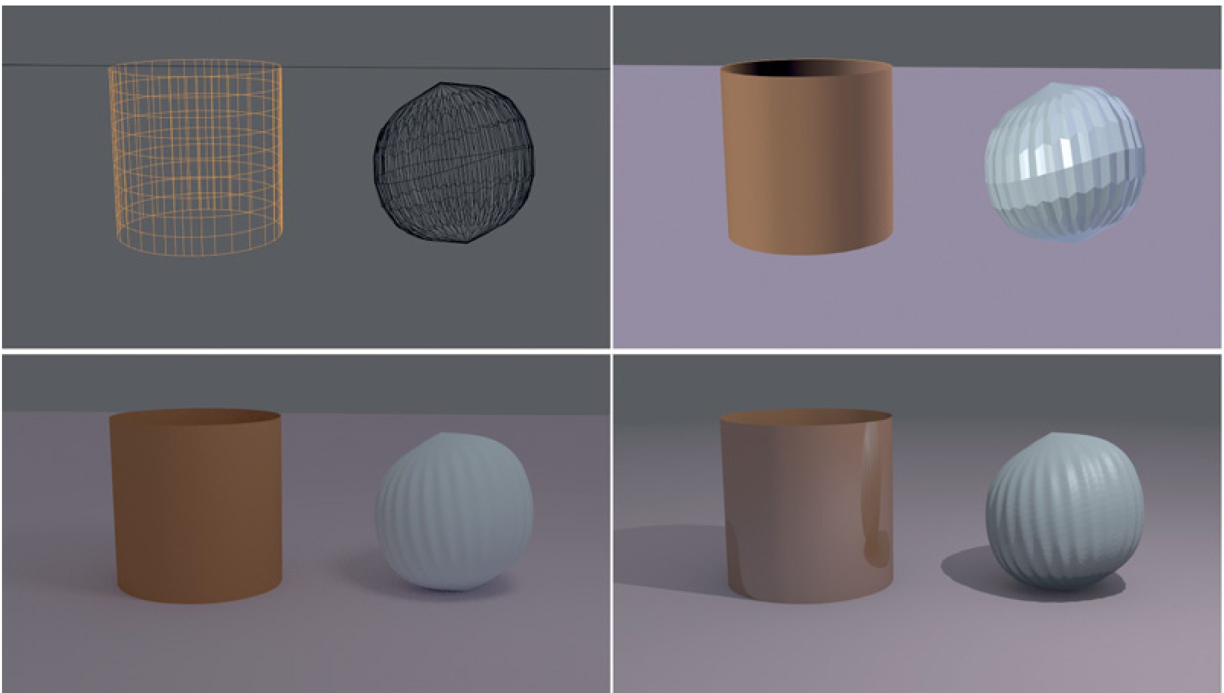


**Figure 16.5**. Dernière étape. Choix des paramètres de rendu et calcul de l'image finale.

**En haut**, à gauche représentation en fil de fer, sans illumination. **En haut**, **à droite**, représentation surfacique polygonale, avec un calcul d'illumination simple par face. **En bas**, **à gauche**, calcul utilisant des échanges d'énergie lumineuse dans la scène (la radiosité), permettant la simulation d'ombrages. **En bas**, **à droite**, calcul de l'image obtenu en lançant des rayons dans la scène depuis la caméra vers les points de l'image à construire et vers les sources de lumières, en autorisant des réflexions. Utilisation du gratuiciel Blender.

La modélisation des objets attribue des formes géométriques que l'on cherche à représenter. Elle aboutit dans de nombreux cas à un ensemble de primitives simples décrivant la surface de l'objet sous la forme de courbes ou de polygones. Dans d'autres applications, la représentation se construit par des opérations logiques menées sur des volumes simples.

Dans notre cas, les étapes de modélisation et de rendu présentent des spécificités. La définition de la géométrie des objets est particulière : elle est complexe, générée par programme, constituée de multiples éléments de taille variables. Il en est de même pour les tâches de rendu du fait l'important volume d'informations géométriques et de la petite taille des éléments visuels. Ces problèmes ne sont pas habituels dans la communauté graphique.

La modélisation couvre en fait de multiples aspects avant d'aboutir à une description géométrique tridimensionnelle. Sous le terme de « représentation » (d'une plante) nous désignons une approche permettant de calculer une description géométrique tridimensionnelle de l'objet, dans le but de le visualiser. Cette représentation peut être proche d'une modélisation géométrique (par exemple un simple polygone destiné à porter une texture image d'un arbre). Mais, en général, des approches de plus haut niveau sont utilisées, par exemple en limitant la description aux positions et orientations des composants constituant le végétal. Nous désignons aussi sous le terme de « visualisation » les techniques intervenant plus particulièrement dans les étapes de rendu. La visualisation sous-entend que le plongement géométrique des constituants des scènes, les conditions d'éclairage et de vue soient définis.

Dans les applications qui sont les nôtres, l'effort est concentré sur la représentation, les développements de visualisation relèvent plutôt de l'ingénierie, certains points spécifiques seront tout de même évoqués plus loin.

## ⏩ Bref historique des méthodes de simulation de plantes en synthèse d'image

Les premiers travaux s'intéressant aux formes végétales datent des débuts années 1980, qui marquent le commencement des usages de la synthèse d'image. La représentation et la visualisation des plantes est donc une problématique d'intérêt dès les premières heures de l'imagerie virtuelle.

### Approches pionnières

L'artiste japonais Yoichiro Kawaguchi (1982) est certainement l'un des premiers auteurs à représenter des structures arborescentes dès le début des années 1980. Pour la première fois, ce n'est pas un utilisateur qui définit une forme, mais un programme qui réitère une règle de construction simple.

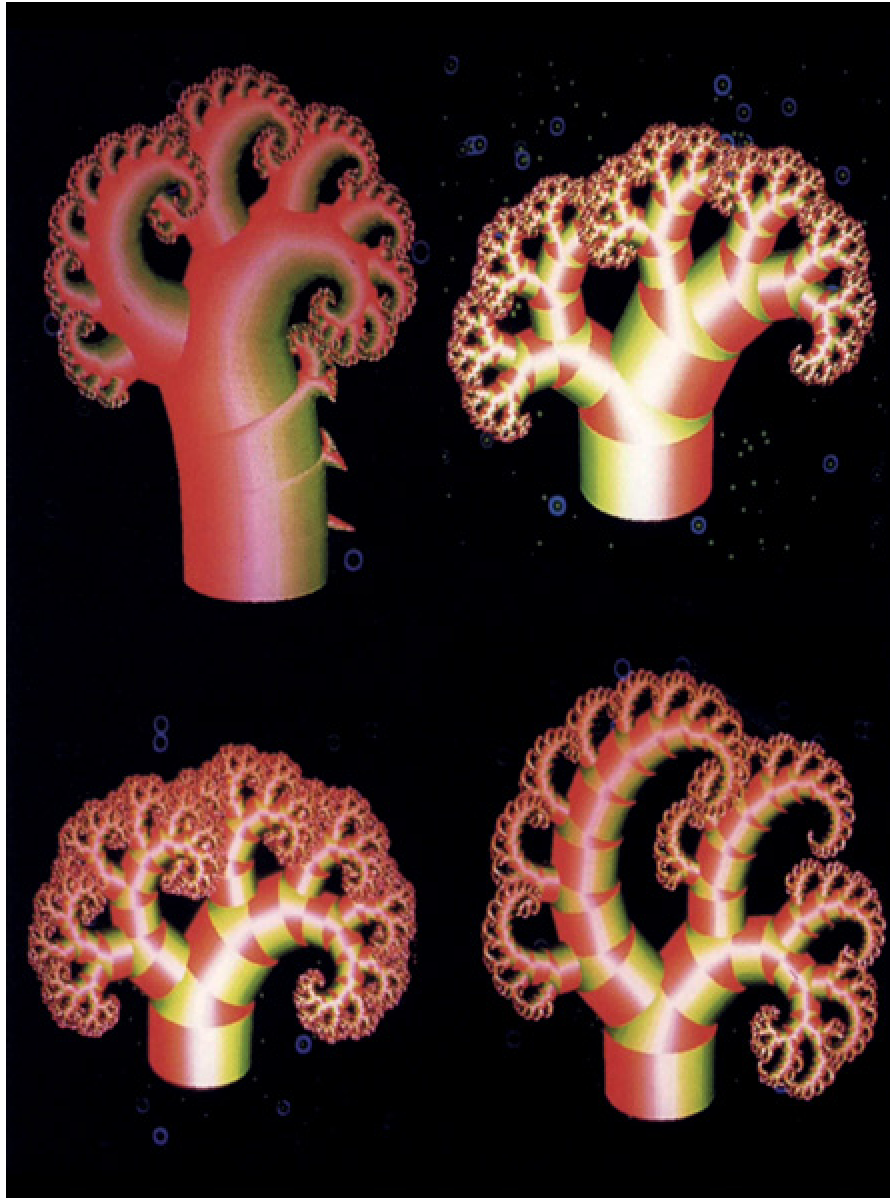


**Figure 16.6.** Approche pionnière de la synthèse de structure par ordinateur.

Les formes récursives de l'artiste japonais Yoshiro Kawaguchi (1982).

À l'opposé de cette approche, aux États Unis, Geoffroy et Gardner (1984) propose de décrire les éléments des scènes naturelles. Son approche est limitée aux usages d'une unique forme : des ellipsoïdes semi-transparents. Ils génèrent ainsi le relief, les nuages et la végétation.

Toujours au Japon, les informaticiens Aono et Kunii (1984) sont vraisemblablement les premiers chercheurs à s'intéresser à la définition procédurale de plantes avec une volonté d'afficher un fondement botanique.

Ils construisent des simulations d’arbres en s’appuyant sur une combinaison d’arbres binaires n’autorisant qu’un nombre limité d’architectures. Ils introduisent également la simulation de tropismes en soumettant leurs structures simulées à des champs de force. Ces derniers miment des effets de courbures, telles que les flexions mécaniques.

La représentation à partir de mesures de terrain est également explorée. Jules Bloomenthal, père d’un concept du *bio-design* dans *Modeling the mighty Maple* (1985), reproduit le squelette (points de ramification) des principaux axes d’un érable. Puis, il habille ce squelette géométriquement (ajout des diamètres, de feuilles) et graphiquement (ajout de la texture). Il est indéniablement le premier auteur à construire une représentation réaliste d’un arbre virtuel.



**Figure 16.7.** *Modeling the mighty maple* (Jules Bloomenthal, 1985). La première approche de reconstruction d’un arbre en synthèse d’image.

### Bloomenthal, un pionnier de la synthèse d'image

Jules Bloomenthal est un pionnier de la synthèse d'image auquel on doit le concept de modélisation d'objets 3D par des surfaces implicites. Jusqu'à ses travaux, on modélisait les objets en imagerie ou en CAO selon deux approches : par description de la surface externe (en employant un ensemble de polygones ou surfaces mathématiques) ou par combinaison de volumes (en employant des combinaisons logiques et géométriques de sphère, cube, cône, cylindre). Ces deux approches sont respectivement nommées BREP pour *Boundary REPresentation* et CSG pour *Constructive Solid Geometry*. Jules Bloomenthal propose de construire des descriptions d'objet selon une discrétisation de l'espace : la forme est définie par une distance à un squelette défini d'objets simples, appelés primitives (points, lignes, plan). Ce type de représentation permet d'obtenir des formes très complexes, et « lisses » à partir de squelettes simples, en particulier pour représenter les membres et les corps des êtres vivants.

Petit à petit, les approches procédurales s'imposent. En Californie, Alvy Ray Smith (1984) effectue une première tentative d'usage de grammaires qu'il applique récursivement. Il appelle cette fusion de concept les graftals (contraction de grammaire et fractal). L'approche qu'il propose est hybride à de multiples titres. Les graftals sont en effet employés uniquement pour les axes principaux. Le feuillage est généré par des systèmes de particules (voir encadré ci-dessous). Dans ces premiers travaux, les aspects purement graphiques, tels que les ajouts de couleurs, sont ajoutés, a posteriori, par l'usage de palettes graphiques.

### Systèmes de particules

Un système de particules est un système dynamique de points indépendants les uns des autres soumis à des lois de mouvements, souvent physiques modifiant leurs positions et leur vitesse. Introduit par W.T. Reeves en 1983, il reste aujourd'hui couramment employé pour simuler et représenter beaucoup de phénomènes diffus: pluie, neige, feux, explosions, etc. Ce type de modèle est dynamique : à intervalle de temps réguliers, de nouvelles particules apparaissent, chaque particule présente dans la scène subit une modification

> (position, couleur, vitesse), d'autres sans activité ou sortant du champ de la scène disparaissent. Un tel système dispose donc d'une source (une zone géographique émettant des particules, munies de propriétés initiales telles que position et vitesse), et d'un module d'évolution des particules présentes (calcul des nouvelles positions, vitesses, etc... en fonction de contraintes telles que la pesanteur). À chaque itération un processus d'affichage calcule des propriétés graphiques (couleurs, transparence) en fonction des caractéristiques des particules (leur âge et leur vitesse en particulier) et exclut de la scène les particules anciennes, ou sorties de la scène (Reeves, 1983).

Toujours aux États-Unis, Peter Oppenheimer (1986) propose un modèle fractal simple qu'il couple à un concept important de représentation d'objet en synthèse d'image, la *display list*, séparant explicitement la topologie (lien entre les composants) de la géométrie (orientations et taille des composants).

En 1986, on voit apparaître les premières approches qui restent employées jusqu'à nos jours : les grammaires récursives, en particulier les L-systèmes sous l'impulsion de Przemyslaw Prusinkiewicz (1986), employant les anciens travaux d'Aristid Lindenmayer (1968) ainsi que les approches que l'on appellera supervisées, dont celles développées par P. de Reffye (1988) qui conduiront au modèle GreenLab.

## Faut-il représenter la structure ?

Les travaux pionniers montrent une pluralité d'approches qui restent toujours d'actualité. Ils se différencient par la nature des techniques utilisées pour décrire le végétal. On différencie ainsi une approche décrivant le végétal par une forme de cellules construisant une structure ramifiée, et de celle qui suppose que les grands axes de cette structure sont donnés (par mesure sur le réel). Le potentiel des approches est très différent en termes d'applications et de contraintes techniques. Sous ces contraintes, on entend en particulier les coûts de paramétrage (voire de saisie), les temps et lourdeurs des calculs pour construire et visualiser ces représentations. La généricité — c'est-à-dire le potentiel d'une approche à générer une grande diversité de représentations — cherchant ainsi à refléter la diversité naturelle, est aussi un facteur important à considérer.

En synthèse d'images, la contrainte du temps réel (visualiser les objets au trentième de seconde) est devenue une nécessité dans la plupart des

applications. Ce sont donc principalement ces contraintes techniques pilotées par la visualisation qui définissent les classifications. Citons à titre d'exemple, la comparaison d'Ismaël Garcia Fernandez de l'université de Girona (2007), effectuée sur diverses technologies employées pour visualiser le végétal dans les jeux vidéo.

Dans notre contexte, la contrainte de visualisation rapide est de second plan. Ce sont les aspects de niveaux de représentations, voire de codage de la représentation qui prévaut. Il y a cependant peu de travaux de classification ; on notera l'état de l'art proposé par Christophe Godin (2000) au terme des années 1990.

Dans les deux contextes, graphique ou agronomique, l'échelle depuis laquelle on conçoit la représentation du végétal est un critère important, définissant à la fois des contraintes techniques et des natures d'approches.

L'échelle spatiale tout d'abord : la plante représentée comme un ensemble, c'est-à-dire une forme, ne mobilisera pas le même niveau de complexité qu'une description représentant son architecture. Dans ce cas, la définition de la structure s'appuiera sur une approche procédurale qui peut se montrer complexe, confrontée à une plante réelle.

L'échelle temporelle est tout aussi importante : représenter la dynamique de la mise en place de la structure, c'est-à-dire de la croissance est une contrainte rajoutant une difficulté importante. Enfin, la représentation de la production est rarement prise en compte, elle gagnerait cependant à l'être car la valeur de la biomasse (feuillée et cumul pour le bois) sont des éléments visuels importants sur les grandes échelles telles que celles des paysages.

Notons par ailleurs que ce n'est pas parce que l'on dispose d'une méthode procédurale de construction de la structure qu'elle reflète la croissance. Dans la majorité des approches (passées et actuelles), on génère un végétal à un âge donné sans représenter l'ensemble des structures passées, ni la production à chaque étape.

## ⏩ Modèles informatiques de développement

Nous abordons ici des modèles utilisés pour construire la représentation de la structure de plantes virtuelles. Nous nous situons dans le cadre d'approches visant à représenter la structure (généralement ramifiée) des plantes simulées et non pas d'approches visant à définir la forme globale du végétal. Ces modèles, variés, partagent un certain nombre de principes rappelés ci-dessous.

## Généralités : récursivité, règles, principes géométriques

Dans les approches structurelles, que l'on nomme parfois géométriques, on part du principe que la structure n'est pas explicitement définie par l'utilisateur mais générée par un programme. C'est ce que l'on appelle une génération procédurale. Les modèles procéduraux sont aujourd'hui de plus en plus employés dans le monde de la synthèse, ils sont principalement issus des besoins de représentation d'objets et de phénomènes naturels. Rappelons à titre d'exemple les fractals pour les terrains, les systèmes de particules déjà cités au préalable, pour les feux d'artifices. Dans ces modèles, les procédures mises en œuvre vont consister à appliquer des règles de construction de la structure. Elles sont inspirées d'un processus soit de croissance, soit de raffinement (ajout de détails).

En général, ces règles sont appliquées en plusieurs passes. Dans de nombreux cas on peut parler d'itérations appliquées consécutivement à l'objet faisant évoluer ainsi la structure. Lorsque les règles restent inchangées, on est en présence de récursivités; c'est le cas des constructions fractales.

La génération de la structure couvre en fait deux volets bien distincts : le volet topologique et le volet géométrique. La topologie définit les relations entre les constituants de la structure. Dans la majorité des modèles, les structures sont construites à partir de structures linéaires élémentaires (des phytomères dans la terminologie d'Amap). La topologie va permettre de construire les relations de succession de ces éléments élémentaires selon deux modes : le long d'un même axe, ou d'une autre façon par une ramification, c'est-à-dire le démarrage d'un nouvel axe. La géométrie va quant à elle définir la taille et l'orientation des éléments. Elle va également définir des transformations géométriques s'appliquant sur des ensembles

d’éléments, par exemple sur les axes que l’on veut pouvoir courber ou tordre.



**Figure 16.8.** Étapes des transformations géométriques.

**1** : mise à l’échelle des phytomères ; **2** : angles d’insertion et phylotaxie ; **3** : redressement des axes et des torsions.

La construction de la topologie s’appuie sur des règles de définition de succession et de ramification. On peut générer aussi des données géométriques de manière procédurale, notamment en s’appuyant sur des données typologiques ou topologiques. Il est d’usage de définir des angles de branchement en fonction de la nature des axes, selon des critères physiologiques ou structuraux tel que l’ordre de ramification. Le calcul des longueurs peut être une donnée définie selon les mêmes critères ou obéir à des règles spécifiques : dans le cas du modèle GreenLab, les longueurs sont mesurées par une loi d’allométrie depuis la production (le volume de biomasse cumulé). Les ploiements nécessitent par ailleurs la connaissance de la longueur des axes. De ces remarques, on déduit les aspects géométriques qui doivent être définis après les calculs de structure. Ils peuvent même être totalement post-traités.

Les approches évoquées ci-dessous partagent le fait que la structure soit établie selon des règles procédurales sans que cela soit le cas pour les

aspects géométriques.

## Grammaires et arbres combinatoires

### L-systèmes

Les grammaires formelles peuvent être utilisées pour générer des structures arborescentes. Les L-systèmes (systèmes de Lindemayer) sont particulièrement répandus au sein des communautés graphiques et agronomiques. Le biologiste hongrois Aristid Lindenmayer a défini en 1968 un langage formel pour décrire le développement d'organismes multicellulaires simples (des levures, des champignons, des algues). Dans son approche, Lindenmayer (1968) représente les cellules à l'aide de symboles (des lettres). Lors du développement, les cellules se divisent ; à chaque symbole est remplacé, selon des règles préétablies, par un ou plusieurs autres symboles formant ainsi un mot. Le processus est ensuite réitéré. Le concept principal des L-systèmes est donc la notion d'écriture et de réécriture.

En introduisant des symboles particuliers spécifiques à la représentation (tracés, opérateurs de rotation, etc.) issus du langage de programmation graphique Logo (Papert, 1980), l'approche permet la représentation et la simulation de la mise en place de structures végétales. Avec ces symboles graphiques, appelés *turtle*, les L-systèmes ont été approfondis pour la représentation des plantes par Przemyslaw Prusinkiewicz dans les années 1980 (Prusinkiewicz, 1990), rendant populaire leur usage au sein de larges communautés.

Plus précisément, un L-Système est une grammaire formelle décrite par un quadruplet {V, S, w, P} où :

– V est un alphabet (l'ensemble des symboles). On note classiquement V* l'ensemble des « mots » que l'on peut construire avec les symboles de V, et V+ l'ensemble des mots non vides contenant au moins un symbole ;

– S est ensemble de symboles constants, sous-ensemble de V. De nombreux symboles de S sont communs à tous les L-Systèmes (voir ci-dessous) ;

– w est le mot initial (non vide) ;

– P est l'ensemble de règles permettant la reproduction des symboles de V.

L'application des règles P sur le mot initial va produire un nouveau mot dans V* comprenant des symboles variables et constants. Chaque symbole peut définir une opération géométrique ou graphique. La communauté graphique a popularisé l'usage de certains symboles, sous le terme de *Turtle interpretation*. Voici les symboles qui nous permettent d'illustrer l'application des L-systèmes pour représenter des arbres simples dans le plan :

– F : tracer un segment et se déplacer au bout de celui-ci (∈ V) ;
– + : effectuer une rotation par un angle donné +α (∈ S) ;
– – : effectuer une rotation par un angle donné –α (∈ S) ;
– [ : sauvegarder la position courante (∈ S) ;
– ] : restaurer la dernière position sauvée (∈ S).

Les symboles appartenant à V peuvent être perçus comme des réalisations de phyomères (par des méristèmes). Les symboles appartenant à S sont des transformations, soit géométriques qui définissent des variations d'orientation, soit topologiques qui définissent alors l'empilement d'un contexte (correspondant au départ d'une ramification) ou à la restauration d'un contexte (retour à l'axe porteur).

Lorsque l'on dispose d'une seule règle par variable, le système est déterministe. Il n'y a qu'une seule évolution possible à partir de l'axiome. Il en est de même à chaque génération. Dans ce cas, on est en présence d'un D0L-System (*Deterministic 0-context System*). Voici ci-dessous, un exemple de D0L-System :

– variable : V = {F, X}
– constantes : S = {+, −, [, ]} (on fixera ici la valeur de l'angle à 20°)
– axiome : w = X
– règles : (X → F [+ X] F [−X] + X) ; (F → FF)
– Voici le résultat obtenu par la réécriture sur deux générations :
– au départ (n = 0), on dispose de l'axiome : X
– première génération, n = 1, F [+X] F [−X] + X
– n = 2, FF [+F [+X] F [−X] + X] FF [−F[+X] F [−X]+X] + F[+X] F[−X] + X

La représentation résultant de ces productions est donnée en figure 16.9.

A

WWW L-System Explorer

Width: 400
Height: 360
Iterations: 4
Root: _X
Center X: 0
Center Y: -165
Count center:
Step: 12 px
Angle: 40 °
-Δ step: 30 % / it
-Δ angle: 30 % / it
Background color: #ffffff
Pen color: #00000
Target pen color: #400000
Dot color: #00ff00

Rules:

```
X=F[+X]F[-X]+X;
F=FF;
```

Draw

Presets: Tree, Terdragon, Peano-Gosper, Penrose

© 2006 Mr. Zdeeck, http://zdeeck.borg.cz, v1.0.2a

B

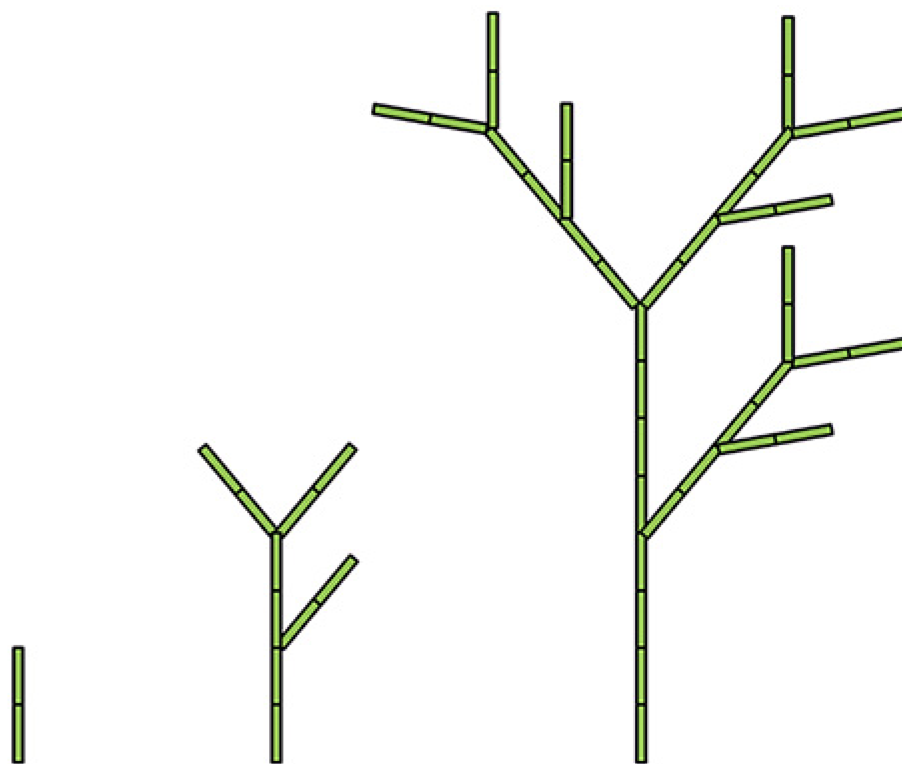


**Figure 16.9.** Un outil simple d'interprétation et de représentation de production de grammaires L-système.

**a** : la fenêtre « rules » permet la saisie des règles, et « Root » définit l'axiome. Le nombre d'itérations des réécritures est de 4 dans cet exemple. Les variables *step* et *angle* définissent respectivement la longueur attribuée au symbole « F » et la valeur de l'angle attribuée aux symboles « + » et « - ». Dans cet interpréteur, ces valeurs peuvent varier selon le niveau d'itération. **b** : trois itérations successives des règles X-> F[+X]F[−X]+X ; F->FF à partir de l'axiome X. La quatrième itération est présentée en figure 12a. Les mots générés en première et deuxième intérations sont F[+X]F[−X]+X (FF à l'affichage) et FF[+F[+X]F[−X]+X]FF[−F[+X]F[−X]+X]+F[+X]F[−X]+X, soit FF[+FF]FF[−FF]+FF à l'affichage.

L'application des L-systèmes au domaine végétal est un cas non déterministe. On parle alors de S0L-System (*Stochastic 0-context L-System*). Dans ces systèmes, l'ensemble des règles contient plusieurs transformations possibles, au moins pour une variable donnée. Chacune de ces transformations sera pondérée (affectée d'une probabilité de réalisation). À chaque génération, pour chaque instance du symbole concerné, une transformation particulière sera choisie (par exemple, par comparaison à un nombre aléatoire). L'usage de suites aléatoires distinctes permet d'obtenir des représentations distinctes.

Comme son nom l'indique, ce système fait appel aux probabilités, il est appelé système non-déterministe car, contrairement au D0L-System, chaque possibilité est pondérée pour pouvoir donner la priorité à certaines transformations par rapport à d'autres.

Voici un exemple de S0L-System, construit à partir de l'exemple déterministe précédent.

- variables : V = {F, X} ;
- constantes : S = {+, −, [, ]} ;
- axiome : w = X ;
- règles :
  - X → (0,2) F [++X] F [−X] + X
  - X → (0,8) F [+X] F [−X] + X
  - F → (1,0)FF

Dans l'énoncé de ces règles, la pondération est définie par la probabilité donnée entre les parenthèses. Voici un résultat obtenu par la réécriture sur deux générations :

- n = 0, X ;

– n = 1, F [++X] F [−X] + X ;

–

n = 2, FF [++F [+X] F [−X] + X] FF [−F [+X] F [−X] + X] + F [+X] F [−X] + X.

Voici un autre résultat possible sur deux générations :

– n = 0, X ;

– n = 1, F [+X] F [−X] + X ;

–

n = 2, FF [+F [++X] F [−X] + X] FF [−F [++X] F [−X] + X] + F [++X ] F [−X] + X.

L’effet recherché ici est une variation géométrique (figure 16.10), car les règles sur X ne diffèrent que sur l’application d’une rotation dont l’angle est doublé dans la règle dont la probabilité vaut 0,2.

Avec l’approche stochastique, la combinatoire engendrée peut devenir importante, voir exponentielle. Sur notre exemple, il y a 4 possibilités possibles sur deux générations, 16 sur 3 générations.

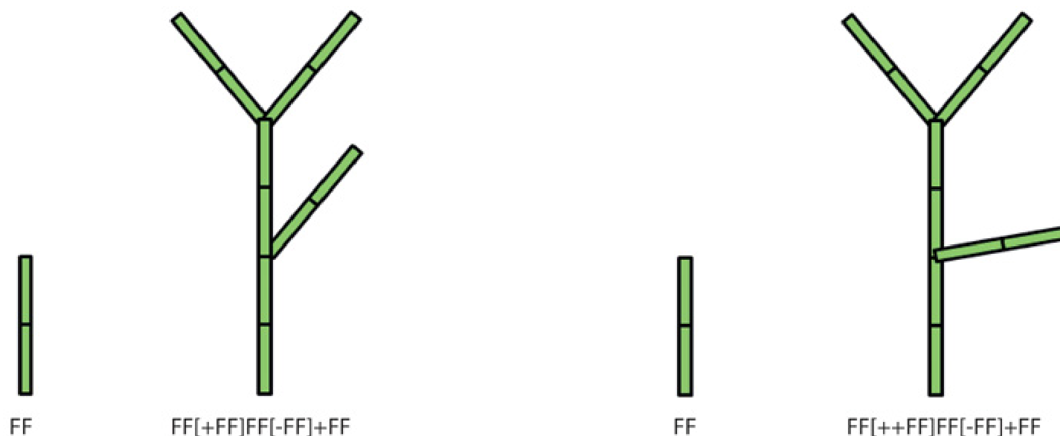



**Figure 16.10.** Exemple de L-système à règles stochastiques.

Dans cet exemple proche du précédent, l’axiome est le symbole X, l’on dispose d’une règle stochastique sur X (0,8) F[+X]F[−X]+X et (0,2) F[++X]F[−X]+X avec la règle déterministe F → (1,0) FF. La figure illustre deux réalisations sur deux itérations. Dans la première, les tirages aléatoires sont de 0,1 puis 0,4 donnant les mots suivants : F[++X]F[−X]+X soit FF à l’affichage, puis FF[++F[+X]F[−X]+X]FF[−F[+X]F[−X]+X]+F[+X]F[−X]+X soit FF[++FF]FF[−FF]+FF à l’affichage. Sur la deuxième, les tirages aléatoires sont 0,5 puis 0,05 donnant le mot F[+X]F[−X]+X soit FF à l’affichage puis FF[+F[++X]F[−X]+X]FF[−F[++X]F[−X]+X]+F[++X]F[−X]+X soit FF[+FF]FF[−FF]+FF en

tracés. Remarquons que les productions à l'itération 1, bien que distinctes, donnent le même tracé. Dans cet exemple, la variation est restreinte à la géométrie, elle ne concerne que l'application du symbole angulaire « + ».

Dans les deux exemples cités (D0L et S0L-System), les réécritures sont totalement indépendantes les unes des autres. L'interaction entre divers éléments de la structure ne peut donc pas être simulée. Ces grammaires sont dites non contextuelles (*0-context*).

Les grammaires contextuelles, appelées *Context Sensitive* autorisent la prise en compte des contextes droits et gauches d'un mot. Une telle grammaire, souvent notée *(l, r)-System*, définit respectivement un mot contexte à gauche de longueur l, et un mot contexte, à droite de longueur l. Avec la notion de contexte, on permet la simulation de propagations. Dans la littérature, on parle souvent de propagation d'un signal, de ramification, de floraison (Prunsinkiewicz *et al.*, 1988). Avec une grammaire contextuelle, on peut simuler les arborescences, avec la propagation de la floraison de l'axe principal vers les axes secondaires, illustré dans l'exemple ci-dessous.

Ce L-système simule la propagation d'un signal acropète dans une structure de branches qui ne se développe pas :

– variable : V = {A, B} ;
– constantes : S = {+, −, [, ], <} ;
– axiome : w = FB [+A] FA [−A] FA [+A] FA ;
– règle : (B < A → B).

L'opérateur < définit un contexte à gauche. La règle se comprend ainsi : si un mot A est précédé d'un mot B, alors ce mot A devient un B à la génération suivante. Il est entendu que A n'a pas encore reçu le signal, et que B l'a reçu.

Dans cet exemple, composé d'une unique règle de propagation, les mots générés à chaque génération illustrent la propagation de la substitution de A en B :

– n = 0, FB [+A] FA [−A] FA [+A] FA ;
– n = 1, FB [+B] FB [−A] FA [+A] FA ;
– n = 2, FB [+B] FB [−B] FB [+A] FA ;
– n = 3, FB [+B] FB [−B] FB [+B] FB.

Dans cette séquence, présentée en figure 16.11, si l'on associe à la variable A une représentation de bourgeon floral et à la variable B une fleur éclose,

on simule une propagation de la floraison dans la structure ramifiée.

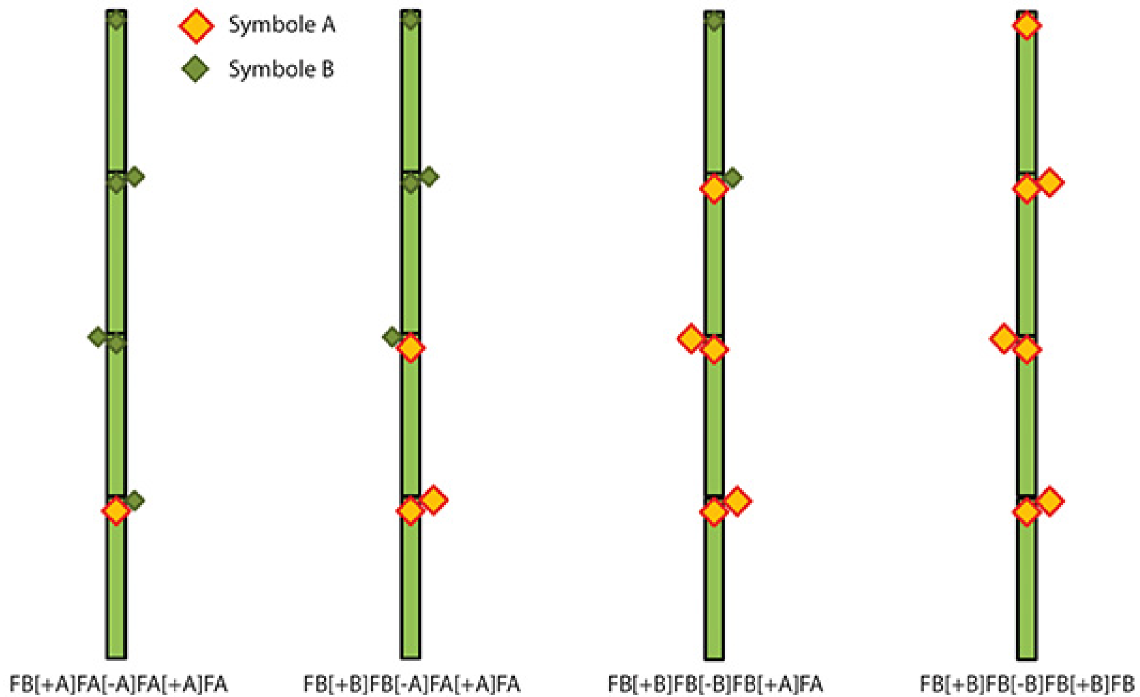



**Figure 16.11.** Exemple de L-système avec contexte.

On cherche ici à propager une floraison de bas en haut. L’axiome est : FB[+A]FA[−A]FA[+A]FA et la règle (B < A → B). La figure présente 4 itérations successives.

L’usage des L-systèmes dans le contexte de l’agronomie est relativement répandu, principalement pour les plantes à architecture simple (blé, maïs) (Fournier, 1999). Mais l’usage de ce formalisme ne s’appuie pas sur des règles biologiques en tant que telles. La cohérence et la cohésion de l’ensemble des règles définies pour une simulation est à la charge du constructeur du système. Ainsi, dans l’exemple D0L ci-dessus, la production de substitution d’une portion d’axe par deux portions (F → FF), n’est vraie qu’en bout d’axe. Cette remarque est valable pour toute approche procédurale de la structure. L’usage des symboles *turtle* (F, +, –, etc) des L-systèmes pour la représentation des plantes pose par ailleurs un problème spécifique. Il y a dans les symboles *turtle*, une confusion entre l’usage des symboles comme éléments structuraux d’une part, et comme éléments géométriques d’autre part. Dans les approches avancées en synthèse d’image, et à plus fortes raisons dans les applications agronomiques, il est incontournable de prendre de la distance entre le

codage géométrique et la génération de la structure. Si cette précaution est prise, la généricité des grammaires permet de convertir de nombreuses approches sous ce formalisme.

Une des autres difficultés majeures de l’usage des L-systèmes réside dans la problématique inverse. Comment peut-on définir les variables, constantes, l’axiome et règles, le nombre de générations pour obtenir une structure donnée ? De notre expérience, l’application d’une approche simple partant des bouts d’axes permet de construire une solution déterministe triviale avec un jeu de règles et de variables colossales (Sun *et al.*, 2009), sans que ces dernières puissent avoir une signification biologique, voire autoriser des résultats pertinents pour générer la structure à diverses générations. Réciproquement, en imposant des contraintes botaniques fortes, le jeu de règle devient trop simpliste et générique, perdant l’intérêt des grammaires.

### Approche combinatoire

L’approche combinatoire pour la synthèse d’arbres s’appuie une extension de concepts introduits par les hydro-géologues Horton (1945) et Strahler (1952) pour l’analyse des systèmes ramifiés formés par les flux hydriques. La notion d’ordre est définie à partir des extrémités (les sources) comme suit : les chemins issus des sources portent l’ordre 1. À un branchement, le nouvel ordre du confluent est défini par l’ordre le plus important des deux affluents; si les ordres des affluents sont identiques, alors au confluent, cet ordre est incrémenté d’une unité (figure 16.12).

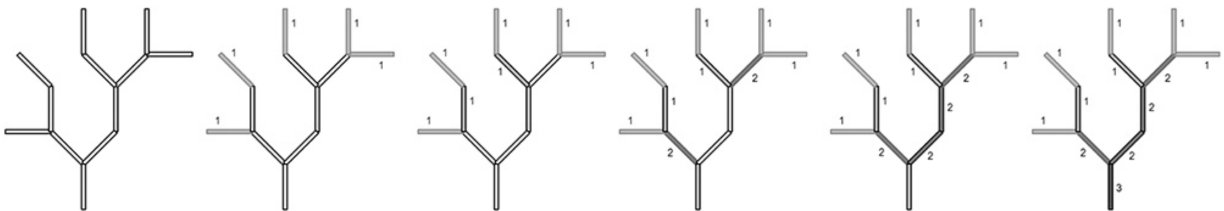


**Figure 16.12.** Définition de l’ordre dans un arbre combinatoire.

L’ordre 1 est donné aux arêtes des feuilles (issues des sources au sens hydrologique). À la ramification, l’ordre du confluent est définit comme l’ordre le plus important des deux affluents ; si leurs ordres respectifs sont identiques, alors l’ordre est incrémenté.

La notion topologique de base est celle de bi-ordre d’un nœud (d’un branchement), noté $b(i,j)$. Elle quantifie, dans une structure donnée, le nombre de nœuds dont un affluent est d’ordre $i$, et l’autre d’ordre $j$ avec

*i* <= *j*, car il n'y a pas lieu de tenir compte d'une orientation droite/gauche dans l'analyse topologique. La topologie de l'ensemble d'un système ramifié sera donc décrite par une matrice triangulaire d'occurrence des bi-ordres *b*(*i*,*j*).

Georges Eyrolles, Xavier Viennot de l'université de Bordeaux et Nicolas Janey de l'université de Franche-Comté furent les premiers à exploiter cette approche pour la synthèse de plantes (Eyrolles, 1986 ; Viennot, 1989). Dans leur approche, ils convertissent la matrice d'occurrence en une matrice de probabilité d'apparition d'un bi-ordre. Ils disposent ainsi d'un outil méthodologique pour simuler la construction d'une structure ramifiée. Ils obtiennent cette structure en effectuant des tirages aléatoires d'arbres binaires dont les lois de branchement suivent les lois de probabilités de la matrice des bi-ordres. Sont ensuite ajoutés des paramètres géométriques. La définition des longueurs et diamètres est obtenue par des lois linéaires, quadratiques ou exponentielles, fonctions de l'ordre au sens définit ci-dessus. Les angles sont des données classiques (pour la phyllotaxie) ou paramétrés selon les ordres pour les angles de branchements, appelés angles de déviation dans leur approche. Les représentations obtenues avec cette approche montrent un réalisme surprenant et offrent une grande variabilité dans la topologie des structures (figure 16.13).

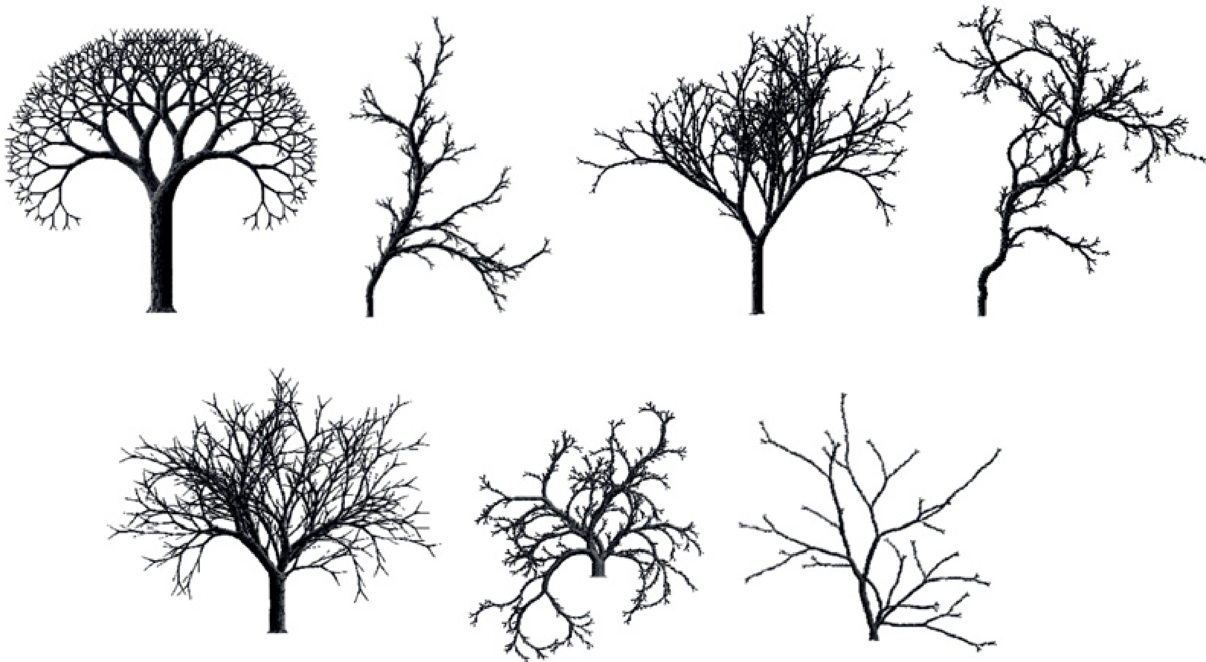


**Figure 16.13.** Quelques réalisations issues de l’approche combinatoire.

La structure est un arbre binaire dont les branchements sont obtenus par tirages aléatoires selon une matrice des bi-ordres. En haut à gauche un arbre binaire parfait (une matrice unitaire diagonale). Nicolas Janey et Didier Arquès, université de Franche-Comté, 1991.

L’intérêt de cette approche est double : il s’agit d’une analyse et d’une synthèse, elle offre d’une part un cadre méthodologique permettant la mesure et la quantification de la ramification, et, d’autre part, s’appuie sur un formalisme mathématique connu qui permet d’obtenir des indicateurs caractéristiques intéressants tels que le nombre moyen d’axes d’un ordre ou le nombre de nœuds générés par bi-ordre. L’approche permet aussi de développer une algèbre des formes structurelles : deux matrices de bi-ordres peuvent être additionnées, fusionnées, incluses pour obtenir une convolution topologique de la structure simulée (figure 16.14).

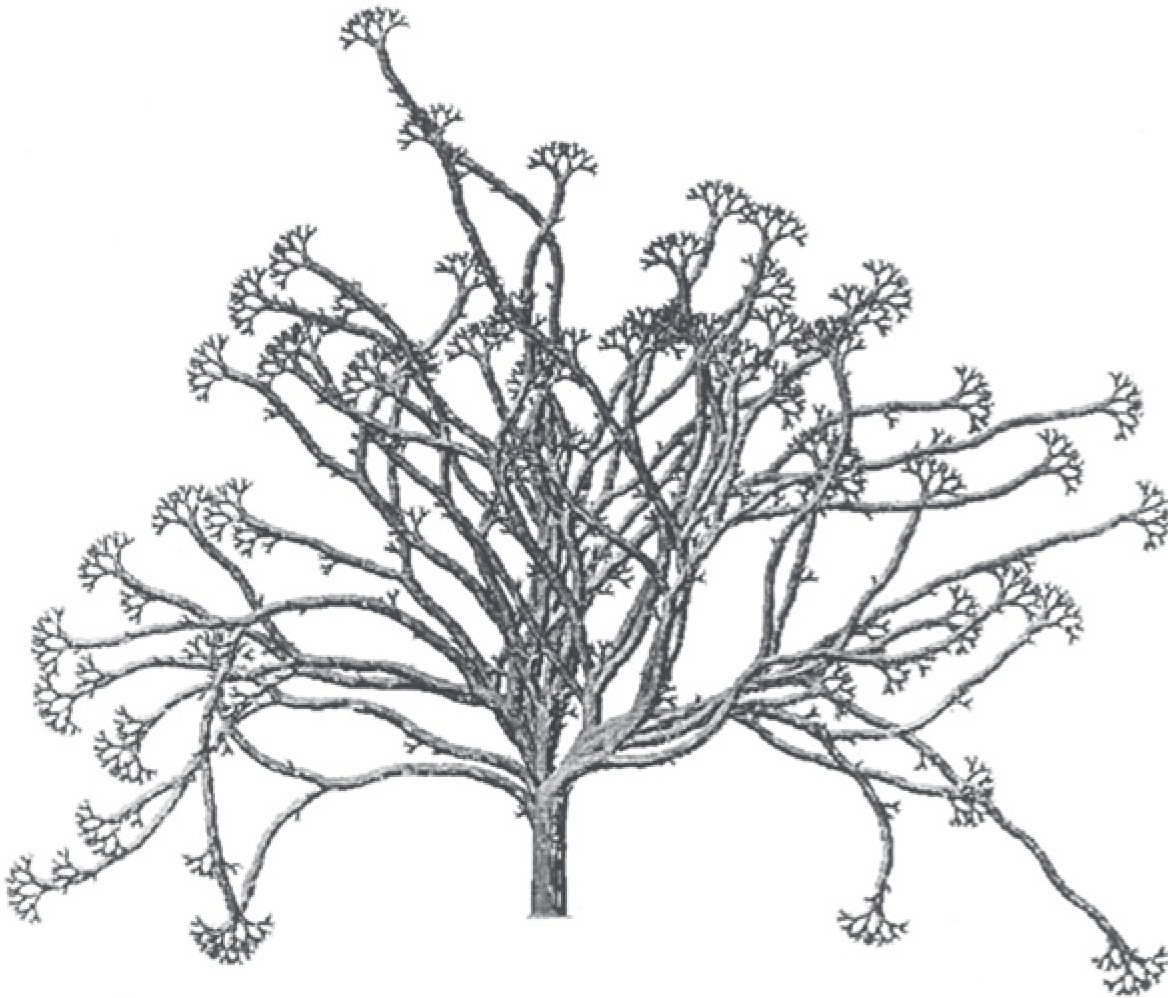


**Figure 16.14.** Représentation d'un arbre combinatoire dont la matrice des bi-ordres est un mélange de deux matrices.

La première pour les ordres faibles (feuilles) est proche d'un arbre binaire parfait, la seconde d'un arbre aléatoire. Nicolas Janey et Didier Arquès, université de Franche-Comté, 1991.

Dans sa thèse, Nicolas Janey (1992) montre que l'on peut associer une dynamique de croissance à l'établissement de la structure à partir des matrices de bi-ordre. Pour cela, il inverse leur écriture et quantifie les ordres par soustraction à l'ordre maximal. L'ordre du tronc devient donc 1, et celui des branches issues du tronc seront supérieur à 1 pouvant atteindre l'ordre maximal, ce qui n'est pas sans rappeler la notion d'âge physiologique en botanique architecturale. L'auteur appelle les matrices inversées de bi-ordre des matrices d'évolution. Avec cette extension, l'implémentation de ce formalisme permet de simuler une évolution proche de la croissance avec un réalisme visuel convaincant (figure 16.15).



**Figure 16.15.** Simulation de la croissance par les matrices d'évolution de l'approche combinatoire. Nicolas Janey et Didier Arquès, université de Franche-Comté, 1991.

Cette approche, formellement rigoureuse, n'a malheureusement pas été employée dans des contextes strictement botaniques et agronomiques, elle

gagnerait à y être évaluée.

## Approche par composant « *Pattern* »

L'une des difficultés inhérentes aux approches procédurales ou par règles est la difficulté de définition des procédures ou des règles pour obtenir un effet particulier. Certes, l'usage de méthodes inverses, basées notamment sur l'analyse statistique des cimes, répond à cette difficulté, mais elle n'est applicable que sur des approches combinatoires, où elles sont difficiles à maîtriser par des néophytes. Dans les domaines multimédias, les graphistes apprécient d'avoir un contrôle aisé et intuitif sur la forme et l'expression des objets qu'ils manipulent. Cette contrainte est très forte, elle impose que les aspects procéduraux soient malléables par un utilisateur externe, s'appuyant donc sur une interface spécifique, hautement graphique.

C'est ce que propose l'approche de deux jeunes chercheurs allemands Bernnd Lintermann et Oliver Deussen en 1997 (Lintermman, 1997, 1999 ; Deussen, 1997, 2005). Elle vise à construire des structures végétales à partir de composants simples possédant des fonctions de plus haut niveau et en nombre limité (une dizaine).

Ces composants peuvent être simples tels, une feuille, un axe, ou ils peuvent aussi décrire des arrangements complexes tels, une distribution en spirale, une grille régulière ou un système ramifié. Chaque composant présente des propriétés topologiques et géométriques qui lui sont propres. Un composant est représenté par un pictogramme. Une réalisation végétale est un diagramme (un p-graphe) liant les composants par quatre types de combinaison : prolongation, récursivité, ramification simple, ramification avec un organe. Enfin, deux opérateurs spécifiques permettent des déformations globales ou locales ; ils permettent de simuler des torsions et des courbures. L'approche proposée est donc souple et efficace.

L'implémentation de cette approche nommée *Pattern* a conduit à une gamme d'outils reconnus et performants : Xfrog d'Onyx Computing[5] , distribué sur de nombreuses plateformes. L'usage de ces outils est répandu dans les milieux des jeux et du multimédia mais ne permet pas d'applications agronomiques.

## ⏩ Visualisation des modèles tridimensionnels (structuraux) de plantes simulées avec les formalismes inspirés de l’analyse architecturale botanique

Cette section est consacrée aux principes guidant la représentation et la visualisation de structures simulées à partir des approches développée par de P. de Reffye et ses collègues, des premiers simulateurs de la gamme Amap aux dernières implémentations du modèle GreenLab (chapitre 15).

### De l’image statique vers la réalité virtuelle et la représentation du fonctionnement

Selon les approches décrites dans cet ouvrage, la génération de la géométrie des plantes simulées est lourde et complexe. Elle doit assurer simultanément une représentation hiérarchique ramifiée, structurée, organisée (celle du bois, par exemple) et celle d’une géométrie tout aussi complexe mais de nature éparse, distribuée, s’inscrivant dans une dynamique temporelle courte, aux aspects visuels riches en couleurs, formes et dynamiques (celle des organes comme les feuilles, les fleurs, les fruits, etc.). Ces deux représentations ont soulevé de nombreuses questions de recherche dans un contexte de visualisation réaliste et rapide (temps réel) de scènes végétales à l’échelle de parcelles voire du paysage.

Grâce au développement des technologies des cartes graphiques (GPU) et des approches de rendu orientées images (voir ci-après), de multiples contributions permettent aujourd’hui la représentation de scènes naturelles plus ou moins homogènes en temps réel. Dans la plupart des applications, et de manière systématique dans le multimédia, la recherche de la performance graphique est avant tout fondée sur des critères de fluidité du parcours dans les scènes. La quête du réalisme visuel ne s’appuie pas sur la représentation réaliste des composants de sa scène mais sur l’aptitude à plonger le spectateur dans un contexte, une atmosphère. Ce réalisme orienté « parcours visuel » ne privilégie pas la dynamique intrinsèque aux systèmes, tant à l’échelle de la plante qu’à l’échelle de la scène.

Dans le contexte de la recherche agronomique, avec la pression sociétale croissante autour du changement climatique, du développement durable et d'une relative prise de conscience de l'importance de l'environnement avec ses valeurs écologiques, ces besoins de représentation de la dynamique sont de fait extrêmement complexes et lourds. Il faut non seulement obtenir des représentations qui présentent une cohérence « écologique » mais disposant aussi de capacités d'évolutions fondées sur des transformations plausibles.

Depuis les années 2000, nos travaux menés sur la représentation s'inscrivent dans un axe de la représentation explicite de l'organe à celle du fonctionnement du paysage, qui présente un double gradient, celui de l'échelle de l'organe au paysage et celui d'un glissement de la représentation structurelle vers la représentation fonctionnelle.

En effet, à l'échelle locale de l'organe, la représentation visuelle ne peut qu'être explicite, donc géométrique, précise tant sur la structure que son aspect (texture). Nous sommes ici dans un contexte « classique » de synthèse d'image centré sur les propriétés de surface de l'objet. À l'opposé, par exemple sur une vue aérienne, voire satellite, la représentation visuelle est principalement fonction de la présence de biomasse (pour des caractéristiques de géographie physique homogènes).

À ce gradient structurel/fonctionnel, s'ajoute un gradient temporel. Lorsque la visualisation est centrée sur la plante ou ses organes, on est facilement amené à se déplacer pour visualiser le voisinage et effectuer des déplacements dans l'espace autour de l'objet d'intérêt. La plante est dans ce cas statique (du moins en terme d'évolution), il n'y a pas besoin de solliciter de nouvelles simulations et plongements géométriques. A l'inverse, à l'échelle du paysage, on est plus facilement amené à considérer des dynamiques temporelles sur un même site. On centre aussi son attention sur des zones plus précises. Dans les deux cas, il faut faire des calculs importants sur la dynamique de production ou sur la génération de structures géométriques.

Cet axe, présenté ci-dessous, permet de définir des étapes de représentations où l'information géométrique s'appuyant sur la structure est de plus en plus dégradée, au profit de représentations de la production.

À l'échelle de l'organe, la représentation géométrique « classique » des plantes simulées (dans notre cas par une implémentation du modèle

GreenLab) s'inscrit dans la logique des techniques classiques de CAO et de synthèse d'image. Nous avons particulièrement travaillé sur la définition de modèles géométriques multi-échelles (modèles LoD) dédiés à la représentation interactives de scènes végétales. Les principes et résultats des méthodes d'agrégation et de simplification de la structure sont décrits ci-dessous. À ce jour, peu de travaux ont été conduits sur la génération de modèles géométriques représentant le fonctionnement de la plante seule, ce point ne sera donc pas abordé, ici.

Nous aborderons la représentation et la simulation de la dynamique à l'échelle du paysage dans une autre section de ce chapitre.

## Représentation « classique » des plantes simulées à l'échelle de l'organe

Les sorties géométriques (dans les simulateurs Amap ou GreenLab) ne présentent pas de composant graphique que l'on puisse directement visualiser mais des références et des transformations de composants. En sortie de simulation, on dispose pour tout élément de la plante (entrenœud, feuille, fruit, fleur) de deux facteurs d'échelles (principal pour la longueur, secondaire pour le diamètre ou la largeur), des orientations principales et normales et d'une origine (absolue ici). Ce qui revient, en termes mathématiques, à définir un opérateur affine de transformation et de positionnement dans l'espace pour chaque composant de la structure. L'ensemble des opérateurs est enregistré, avec quelques données typologiques telles que la nature du constituant, son âge, son âge physiologique. Ce codage de la représentation, que nous avons baptisé Ligne élastique (*Line Tree*) ne comporte donc pas de topologie (les liens entre les constituants ne sont pas explicités) mais reste de haut niveau car hautement paramétrable et portable.

La visualisation d'une plante simulée nécessite donc la définition d'objets graphiques associés à chaque type de constituants (figure 16.16). Nous construisons ces formes selon une définition normalisée: un même axe principal, inscrits dans un volume unitaire. Leurs géométries sont définies par des approches classiques de synthèse d'image ou de CAO dans des éditeurs géométriques dédiés. En fonction des besoins et des applications, nous obtenons des visualisations variées en exploitant des formes

différenciées (feuilles dites gauches et dites droites) à géométrie complexe pour un même constituant ou à l'inverse, nous pouvons ignorer des constituants pour gagner en vitesse d'affichage ou obtenir des effets saisonniers (par exemple, visualiser un arbre en hiver en ne représentant que les entrenœuds).

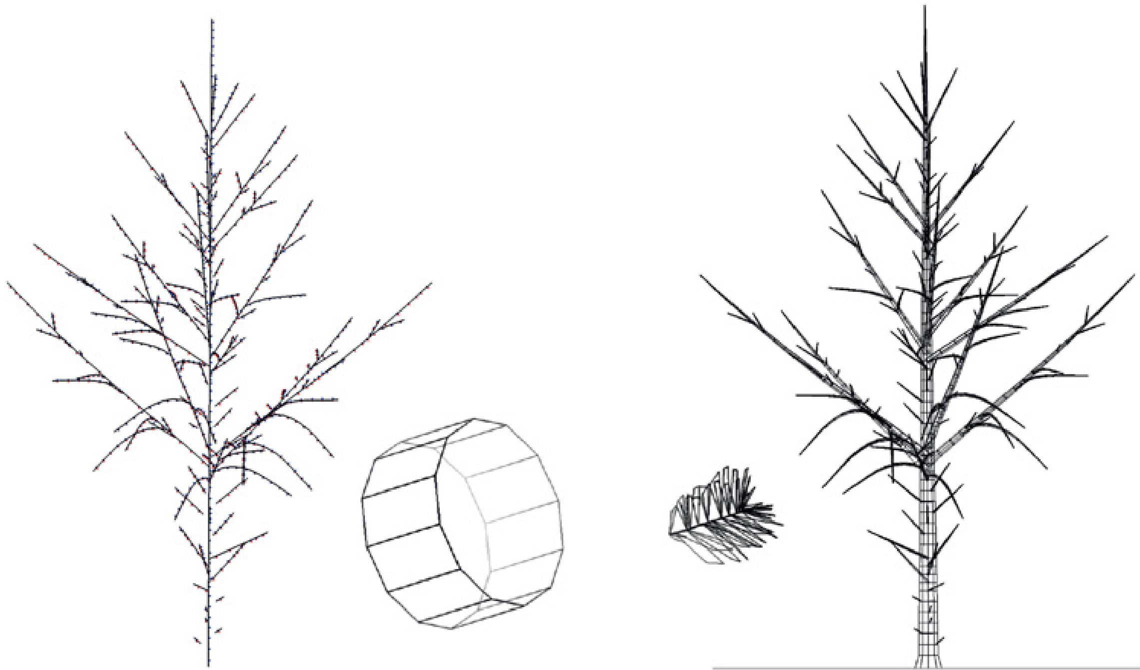


**Figure 16.16.** Ligne élastique et son habillage.

La simulation de ce jeune pin Douglas construit une liste de composants d'organe avec leurs origines, tailles et orientations. En liant les origines des axes, on peut représenter le squelette de la plante simulée (**à gauche**). A chaque type organe, l'entrenœud et un groupe d'aiguille dans ce cas, est associé une représentation géométrique tridimensionnelle (**milieu**). L'instanciation de ces représentations permet ensuite la représentation exhaustive de la plante, comme illustré **à droite** pour les entrenœuds.

## Usage des technologies de la synthèse d'image

### Organes et listes d'affichage

Dans la plupart de bibliothèques graphiques, on dispose d'une structure d'affichage qui se prête bien aux sorties des simulations. Cette structure est la liste d'affichage (*Display List*). Elle exploite la notion d'instanciation de propriétés graphiques. La liste d'affichage est une structure hiérarchique

constituée de nœuds. À chaque nœud est spécifié une transformation affine dans l’espace (positionnement, orientation, mise à l’échelle), et un identifiant qui est soit une autre liste d’affichage, soit les ordres de tracés d’une forme. Les ordres de tracés spécifiant la géométrie de la forme, voire ces couleurs, sont définis une fois pour toute. La liste d’affichage est un mécanisme qui collecte des commandes graphiques pour une exécution ultérieure, particulièrement utile pour dessiner rapidement un même objet à différents endroits et orientations. C’est le cas pour les feuilles, mais on peut tout aussi bien exploiter cette liste pour les entrenœuds, et hiérarchiquement pour tout ou partie d’un végétal.

Lors de la visualisation de la scène, on spécifie simplement l’identifiant d’une liste d’affichage (ou de plusieurs listes d’affichages). La bibliothèque graphique, OpenGL (Woo *et al*., 1999) dans nos implémentations, va alors instancier les nœuds visibles de la liste, en appliquant leurs transformations respectives.

### Illumination

L’illumination est le processus qui définit les variations de couleurs en interaction avec les sources lumineuses. Ce processus est en général très complexe et il est utilisé de diverses manières en synthèse d’image.

L’approche empirique rapide, appelée illumination locale, décompose la contribution énergétique selon 4 contributions sur la surface d’un objet : une composante d’émission (nulle pour tout objet n’émettant pas de lumière), une contribution ambiante (la couleur de l’objet en l’absence de lumière directe, qui sera modulée par une couleur d’ambiance de l’ensemble de la scène, une contribution diffuse fonction de l’orientation locale de la surface par rapport à l’orientation de la lumière, une contribution spéculaire fonction des orientations locale de la lumière et de l’observation (figure 16.17).

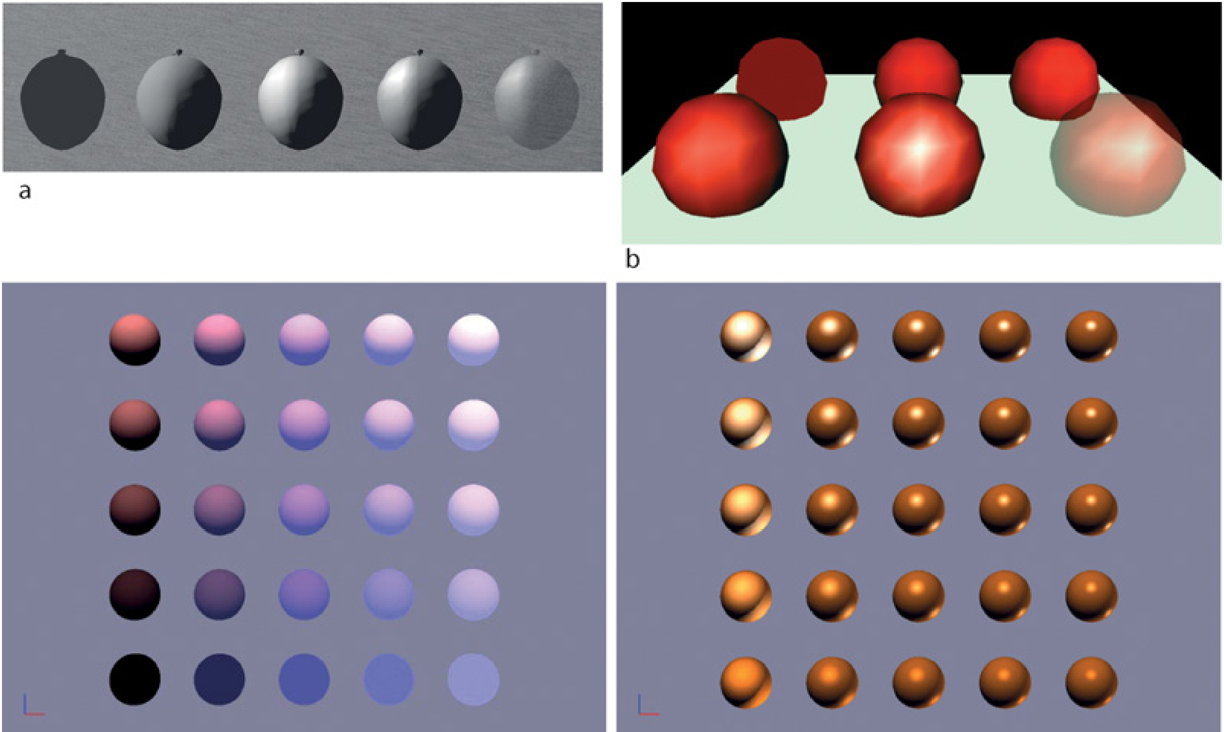



**Figure 16.17.** Modèle d'illumination simple.

Le modèle d'illumination définit la couleur de surface en fonction de la normale des surfaces et des directions d'éclairage et de vue. **a** : application sur un abricot. **b** : six représentations d'une sphère introduisant tour à tour l'émision, la diffusion ambiante, la diffusion normale, la diffusion spéculaire et la transparence. **c** : table de variation d'émission et de diffusion. **d** : table de variation de la diffusion spéculaire.

Dans notre cas, les composantes d'émission sont à ignorer et les composantes spéculaires sont faibles, présentes sur les feuilles principalement. L'éclairage peut souvent être simplifié à une unique direction, celle du soleil.

L'illumination locale est souvent insatisfaisante car elle ne rend pas compte des ombrages ni des effets d'occultations dans le climat radiatif ambiant. L'illumination globale est lourde à mettre en œuvre car elle simule les interactions énergétiques entre les composants dans la scène. Dans nos développements, avec comme unique source de lumière le soleil, on emploie un algorithme dont le principe est simple (Reeves *et al.*, 1987). On calcule d'abord une vue du soleil pour l'ensemble de la scène, dont on ne stocke que les profondeurs (la distance au soleil). Après avoir calculé notre image (vue de l'observateur), pour chaque point de l'image, on calcule sa position correspondante dans la vue du soleil. Si la profondeur de ce dernier

est supérieur à celle présente dans notre vue du soleil, cela veut dire qu'il y a un point plus proche du soleil. On peut alors assombrir notre point qui se trouve, par construction dans l'ombre. Cette technique, moyennant un certain nombre de précautions liées à la résolution des images et à la précision (Reeves propose dans sa référence un filtrage efficace) est efficace et peu coûteuse sur nos scènes (figure 16.19).

### Rendu des surfaces : l'usage de textures

Dans le cas de la représentation des plantes simulées, la construction des détails de surface est analogue à ce que l'on trouve sur des objets artificiels, voire même simplifiée compte tenu de leur grand nombre. Ils sont définis selon 3 points : la géométrie des organes, qui peut être plus ou moins complexe, le modèle d'illumination qui, dans notre cas, reste simpliste (comme spécifié ci-dessus), et enfin l'usage d'une texture que l'on plaque sur la description de l'organe. Selon la nature de l'organe, ces trois éléments n'offriront pas la même richesse. Les axes seront représentés par des portions de cylindre, et le détail viendra par l'ajout de texture d'écorces (figure 16.18). Pour les feuilles, la géométrie peut être importante selon les cas ; en particulier sur les plantes décoratives à grandes feuilles le nombre de polygones peut atteindre plusieurs centaines, alors qu'une feuille d'un peuplier se limite souvent à un simple losange. Les paramètres d'illumination des feuilles gagnent à être variables selon leur âge. Pour les autres organes (fleurs, fruits) la géométrie est généralement plus complexe faisant intervenir plusieurs matériaux graphiques, apportant ainsi des nuances de couleurs sans besoin spécifique de textures.

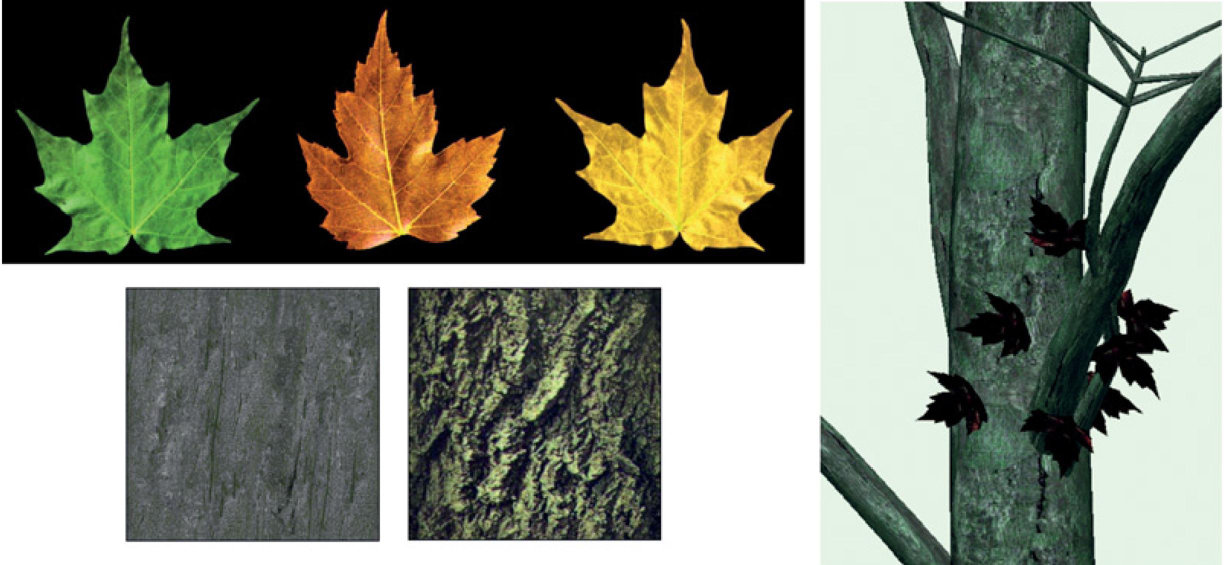


**Figure 16.18.** Représentation réaliste d'érables.

Obtenue par l'application de textures sur les représentations des organes (Jaeger, Cirad, 2013).

De manière générale, l'usage de textures permet d'accroître, à faible coût, le réalisme de surface des composants dans la visualisation des plantes simulées (figure 16.19). Le placage d'image d'écorce en est un exemple. Cependant, la variation des motifs sur l'écorce selon l'âge (le long d'un axe) est difficile à restituer par cette simple technique, et est généralement ignorée. L'emploi des textures est cependant très efficace, il permet de limiter la complexité géométrique des axes, voire de tout ou partie de la représentation d'un végétal. Dans nombre d'applications, comme nous le verrons plus loin, on substitue la visualisation de la géométrie de la structure à une image de la plante lorsque cette dernière se trouve suffisamment loin de l'observateur.



**Figure 16.19.** Exemple d'un jeu de textures utilisé pour la représentation d'érables virtuels avec l'application d'un modèle d'illumination globale (ombrages) et de filtres de profondeur de champ.

## Notion de texture

Dans le domaine de la synthèse d'image, une texture est une image en deux dimensions que l'on va appliquer sur une surface de manière à habiller cette surface. On peut assimiler une texture à une étiquette que l'on applique à la surface d'un objet. Les textures sont utilisées pour enrichir le rendu photo-réaliste des objets. Leur visualisation dans les cartes graphiques nécessite

> des filtrages afin de prendre en compte des problématiques de résolution en fonction de la distance à l'observateur. L'usage de telles images est répandu mais est grand consommateur de mémoire vidéo car les images doivent être chargées dans la carte graphique. Dans un contexte de visualisation de scènes naturelles, cette contrainte présente un frein majeur à la diversité des représentations si celle-ci s'appuie massivement sur cette technique.

## Problèmes posés par la visualisation des modèles structuraux

Avec de nombreux composants décrivant la représentation hiérarchique et ramifiée de la structure et épars décrivant les organes, la représentation d'une plante simulée est lourde. Lorsque l'on s'intéresse à une culture, une placette, bref une scène comprenant de multiples plantes simulées, leurs représentations soulèvent de nombreuses questions de recherche dans un contexte de visualisation réaliste et rapide (affichage en temps réel soit la création de 25 images par seconde). De plus, les technologies des cartes graphiques se prêtent mal à la visualisation de petites surfaces : elles sont souvent ignorées par les cartes graphiques lorsque leur projection est plus petite qu'un point d'écran (un pixel). En se contentant des techniques classiques de visualisation polygonale, les feuilles d'un arbre, et les fines branches peuvent donc brutalement disparaître ou apparaître sur des petites variations de distance entre le végétal et l'observateur. D'où la nécessité de développer des techniques particulières, appelées multi-échelle et à niveau de détails (encore appelé multi-résolution), où vont intervenir des modalités différentes de visualisation d'un même individu, tout en assurant un continuum entre ces modalités.

En fait, pour les scènes végétales, les méthodes de calcul d'image vont définir, pour une même plante, des représentations géométriques simplifiées en fonction de la distance à l'observateur. Les principes sont les suivants : si la distance augmente, les feuilles sont fusionnées par unité de croissance puis par sous-structure, les courbures des branches lointaines sont simplifiées ou représentées par de simples lignes transparentes, sans que cela nuise au réalisme ou au rendu des scènes représentées.

### Visualisation multi-échelle des axes

Dans la plupart des générateurs de plantes, les axes sont formés par une succession d'entrenœuds, autorisant ainsi leurs concaténations. Cette propriété est employée dans les simulateurs où les entrenœuds successifs le long d'un axe sont fusionnés ; avec des contraintes de nature topologique : il faut que l'axe reste physiologiquement de même nature, et avec des contraintes géométriques : seuls les nœuds successifs respectant une courbure faible sont fusionnés.

Dans nos sorties des premiers simulateurs, les constituants fusionnés (portions d'axes) sont affectés d'un niveau de détail (1 à 5), en fonction d'un ratio de diamètres : le diamètre courant sur le plus grand diamètre de la plante. À l'affichage, selon la distance à l'observateur, ne seront affichés que les constituants estimés importants.

Cette approche empirique fut revisitée, de 2004 à 2006, au sein du Laboratoire franco-chinois d'informatique d'automatique et de mathématiques appliquées (Liama), en collaboration avec le professeur XiaoPeng Zhang. Le principe de compression reste semblable. La structure ramifiée est convertie en un squelette dont les nœuds correspondent aux nœuds de la simulation. Le squelette est valué, c'est-à-dire que chaque nœud porte le diamètre de l'axe correspondant. Le squelette est converti en un diagramme particulier, dit de Frenet, de façon à pouvoir quantifier les courbures, et ainsi calculer les erreurs de position et directions en chaque nœud lors de fusions. Nous définissons ainsi une série de squelettes à des résolutions diverses, sur lesquels nous pouvons également effectuer des seuillages en fonction des diamètres (figure 16.20). Enfin, et c'est ici que réside la principale innovation, nous effectuons le plongement géométrique au moment du rendu, avec un maillage adapté au diamètre de l'axe et à la distance à l'observateur (c'est-à-dire au diamètre apparent). Si ce dernier est très faible (sa projection inférieure au pixel), l'axe sera représenté par une ligne semi-transparente dont le coefficient d'opacité est fonction de ce diamètre apparent. Avec cette technique, les arbres sont représentés avec un grand réalisme, tout en maintenant une vitesse d'affichage temps réel.




**Figure 16.20.** Représentation multi-échelle des axes.

Comparaison de deux approches. Les composants sont affichés selon un critère de taille, le diamètre des entrenœuds. Le critère est considéré pour l'ensemble de l'axe et le maillage géométrique de l'axe est paramétrique, il évolue le long de l'axe. Cette deuxième approche est plus performante en temps et présente une géométrie plus précise. Marc Jaeger, Cirad-Amap, 2013.

## Visualisation multi-échelle des feuilles et organes

La représentation du feuillage est par nature distincte de celles des branches par la dispersion des primitives, éparses.

Dans les premiers simulateurs Amap, les organes ne sont pas soumis à des variations d'échelles. Contrairement aux modèles FSPM tel que le modèle GreenLab, toutes les feuilles d'une plante simulées sont donc identiques et représentées par un même modèle géométrique. De ce fait, dans les anciens travaux, à l'échelle d'une plante, les niveaux d'échelle sont simplement définis par un seuillage aléatoire. Aux 5 niveaux de détails définis sur les axes en fonction de leur diamètre, sont associés 5 niveaux de probabilité de présence de feuilles, représentant respectivement 5 %, 10 %, 15 %, 25 % et 45 % du nombre total de feuilles. Ainsi, au niveau de détail 1, un arbre « Amap » présente généralement le tronc, la base de branches maîtresses et 5 % des feuilles distribuées quasi équitablement dans la couronne. Ce

principe est efficace, peu coûteux, d'autant qu'une écriture judicieuse des constituants, du niveau de détail le plus faible au plus élevé, facilite grandement son exploitation : plus on veut de détails, plus on lit d'éléments dans le résultat de la simulation.

Avec le développement de la simulation du fonctionnement, la taille des organes devient très variable, reflétant la compétition interne au sein de la plante et les conditions environnementales avec leurs dynamiques. Seules les feuilles apparues au même moment, au même stade physiologique, sont identiques.

Pour ce, nous avons développé les représentations multi-échelles du feuillage en coopération avec l'équipe de Xiaopeng Zhang au Liama et plus particulièrement dans le cadre de la thèse de QingQiong Deng (de 2004 à 2008). À partir de 2003, sur la base de l'idée de l'espagnol Inmaculada Remolar (Remolar *et al.*, 2003), sont testées les approches de fusion de feuilles sur des arbres générés par la gamme Amap où toute feuille est supposée être un quadrilatère. L'idée est de fusionner les quadrilatères entres eux, deux à deux, de manière itérative, selon des critères géométriques. L'union est construite à partir des points extrêmes présents dans les feuilles candidates (figure 16.21).

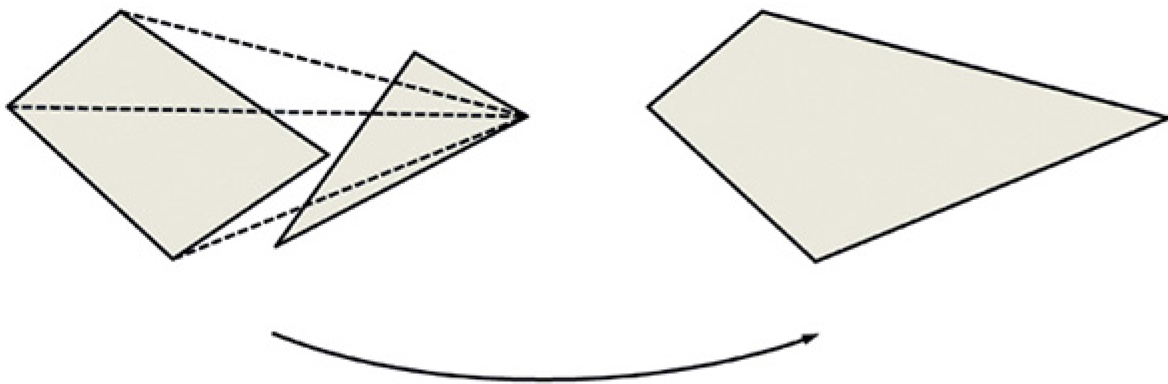


**Figure 16.21.** Principes de la fusion des représentations des deux feuilles.

Les représentations des deux feuilles candidates sont projetées sur le plan moyen définit par les deux représentations. Les points extrêmes des projections des deux feuilles candidates définissent un nouveau quadrilatère dans le plan moyen. Marc Jaeger, Cirad Amap, 2013.

Les feuilles candidates à la fusion sont sélectionnées selon des principes de voisinage géométrique et de voisinage topologique. Nous exploitons ainsi la

connaissance de la structure, en particulier en cherchant à fusionner les groupes de feuilles d'une même unité de croissance (Zhang *et al.*, 2006).

Les algorithmes sont étendus à des feuilles non quadrilatères. Nous montrons également que l'on a intérêt à développer des algorithmes plus spécifiques lorsque l'on traite des conifères. La représentation des aiguilles, constituée par des cylindres définis par 8 faces est progressivement dégradée en 6 puis 3 faces pour être remplacée par des lignes semi-transparentes, dont on ne représentera progressivement qu'une instance parmi toutes (Deng *et al.*, 2007). Les opérations successives d'union sont poursuivies jusqu'à l'obtention d'un unique quadrilatère pour l'ensemble des feuilles. Cette décomposition constitue un arbre dont chaque nœud correspond à une opération de fusion, et donc à une nouvelle représentation. Sur chaque nœud on stocke également le coût de l'union. Lors de la visualisation, on parcourt l'arbre dont les nœuds ont un coût compris entre deux valeurs seuils correspondant à une erreur de projection (contrôlée par l'utilisateur et les paramètres de projection).

Dans nos implémentations nous avons de plus différencié des niveaux de détail au sein des couronnes selon deux ratios liés à des sous-structures : la densité d'une part, la distance et l'orientation de l'autre. En effet, plus les feuilles sont denses, plus les unions seront nombreuses et pertinentes. De même, nous différencions les niveaux de détail au sein de la couronne en fonction de la distance et de l'orientation des structures portant des feuilles, partant du principe que les axes « arrières » présentent une occultation importante, les axes à l'arrière de la structure cachent la densité des feuilles (Deng *et al.*, 2007, 2010).

Les principes guidant les algorithmes de définition de visualisation multi-échelles des feuilles restent semblables lorsque l'on s'intéresse au cas des fleurs et des fruits.

L'ensemble des techniques multi-résolutions employées pour la visualisation des axes et organes permet aujourd'hui d'obtenir des visualisations réalistes rapides pour des vues piétonnes, y compris de végétations denses, par exemple en forêt (Bao *et al.*, 2011) telles qu'illustrée en figure 16.22. Elles présentent cependant des coûts de pré-traitement important et s'adapte mal à des vues larges, de type aériennes qui emploie des techniques à base d'imposteurs.

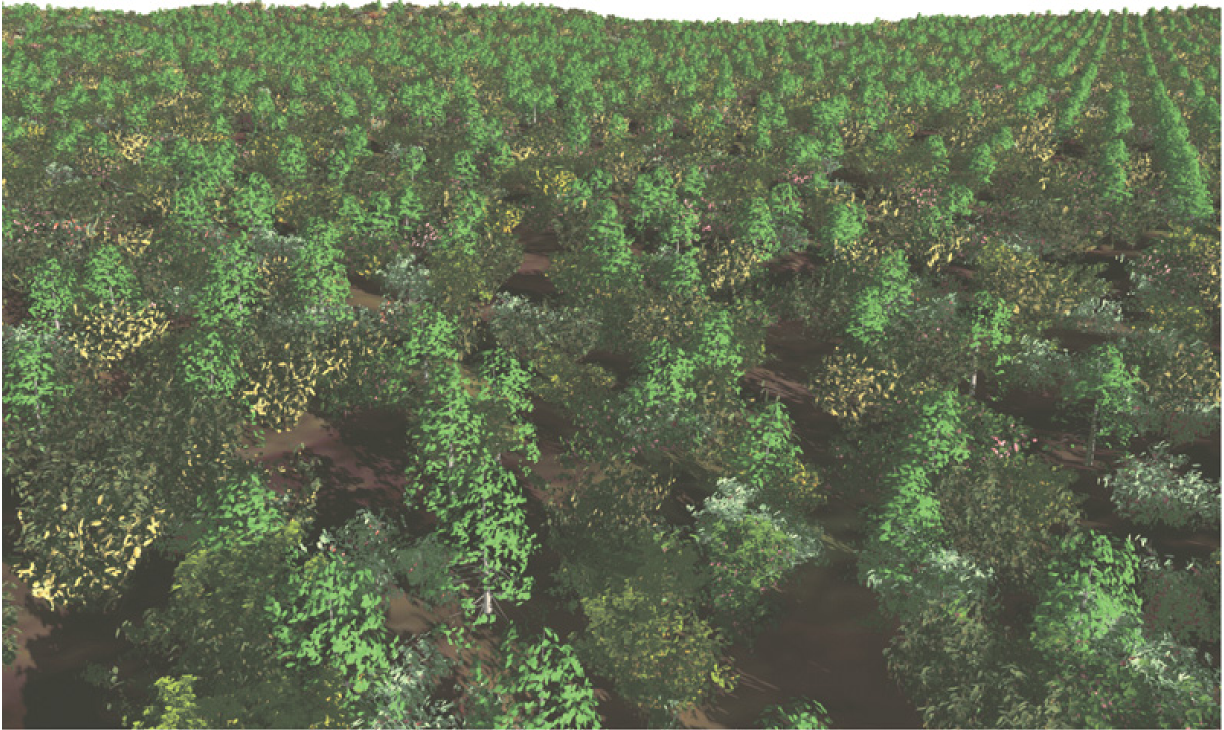


**Figure 16.22.** Représentation temps réel (12 images par seconde) d'une forêt virtuelle.

La scène, construite à partir de cinq simulations, comprend plus de 10000 individus. Chaque simulation est déclinée selon quatre niveaux de détails. Dans cette vue, 443 arbres sont visibles. Les arbres détaillés au premier plan sont au nombre de 22, ceux de l'arrière-plan sont au nombre de 211 ; (au second plan : 34, au troisième plan : 176). Le nombre de facettes utilisées dans la scène est d'un peu plus d'un million (1083083), dont plus du tiers (356000) proviennent des arbres du premier plan. Il est à noter que l'ombrage est inclus dans ces scènes temps réel, les arbres représentés sont donc affichés deux fois, dans une vue du soleil puis dans la vue de l'observateur. GuanBao Bao, XiaoPeng Zhang, Marc Jaeger, 2011.

## Limites des approches polygonales multi-échelles

À l'issue de ces travaux, la génération de modèles multi-échelles à partir de plantes simulées ou reconstruites semble avoir atteint un stade de maturité, dont les évolutions seront sans doute faibles et basées sur un usage accru de la carte graphique (la GPU), notamment pour la génération du maillage des branches à partir du squelette. L'approche multi-échelle polygonale reste cependant lourde. Grâce au regroupement et à l'usage d'informations topologiques, les temps dédiés au post-traitement n'ont pas cessé de diminuer pour atteindre la seconde pour les arbres illustrés ici, mais le volume consacré aux représentations multi-échelles est conséquent. Les

performances en visualisation sont effectives si la mémoire RAM (et la mémoire GPU pour le feuillage) ont les capacités de stockage suffisante pour contenir ces modèles géométriques. Donc, si les plantes à représenter sont fortement instanciées dans les scènes. Ces approches géométriques assurent une géométrie réaliste pour des vues de proximité. Dans un contexte de vue éloignée (aérienne par exemple), en l'absence de vue de près, une approche basée sur des imposteurs s'impose. Mais sans pour autant pouvoir répondre au volume d'information en présence de nombreux individus distincts.

## ⏩ Autres modèles de représentation du végétal

Nous avons vu que les modèles structuraux ont un coût important de représentation et de visualisation. Une alternative commune en synthèse d'image consiste à utiliser des représentations spécifiques, soit plus synthétiques ne décrivant pas l'objet lui-même mais son image, soit en dégradant les primitives graphiques à de simples points. Elles s'inscrivent dans les problématiques de la visualisation temps réel de scènes complexes. Ces techniques et quelques-unes de leurs extensions sont abordées ici.

Nous montrons aussi que ces alternatives ignorent la structure sous-jacente des objets, elles cherchent à représenter la forme de ces derniers. C'est le cas de représentations utilisées dans des contextes forestiers, où la plante (l'arbre) en tant qu'individu est également représentée de manière synthétique, à partir de formes élémentaires paramétriques.

Enfin, de nouvelles manières d'appréhender la géométrie du végétal *in situ* grâce à des systèmes d'acquisition de plus en plus performants et populaires sont décrites.

### Modèles informatiques orientés vers la visualisation en temps réel

Pour faire face à la complexité croissante des scènes virtuelle, la synthèse d'image a vu l'apparition de modèles spécifiques de visualisation et de rendu : le rendu à base d'images (IBR, *Image-Based Rendering*) et le rendu

à base de points (PSR, *Point Sample Rendering*), offrant des alternatives à de lourdes représentations polygonales ou surfaciques.

Chacune de ces approches apportent des gains et inconvénients, donnant lieu à de très nombreuses techniques dites hybrides. Elles cherchent à combiner les avantages du rendu conventionnel avec les avantages des rendus à base image et à base de points.

### Approches images

Dans le rendu à base d'images (IBR), on emploie un ensemble pré-acquis d'images de la scène. Ces images, prises à des positions données, sont réutilisées pour reconstruire l'apparence de la scène selon d'autres points de vue. La complexité de la scène reste donc modeste, liée au nombre d'occurrences des images employées.

Toutes ces méthodes effectuent donc un pré-calcul d'une partie de la scène. L'image créée est utilisée par la suite en tant que texture plaquée sur un rectangle positionné au sein de la scène. Ainsi, à la place de l'objet complexe est affichée son image : c'est ce que l'on appelle un imposteur (Maciel, 1995). Aujourd'hui, on entend sous ce terme de multiples représentations simplifiées se substituant à la représentation du modèle complexe.

Les plus simples des imposteurs sont le *billboard* (littéralement, panneau d'affichage) et le *sprite* (littéralement, lutin). Un *billboard* est un plan texturé placé dans la scène, représentant un objet complexe. Un *billboard* est employé pour représenter des objets tels que des nuages ou des arbres, dont les modèles géométriques sont lourds à calculer et à afficher. Dans la pratique, on distingue le *billboard* toujours parallèle à l'écran, de celui toujours orienté vers l'observateur et de celui considéré comme un simple plan dans la scène. Ceux toujours parallèles à l'écran ou orientés vers l'observateur sont utilisés pour représenter des nuages ou de la fumée. Pour un végétal, on emploie souvent deux images perpendiculaires (un *crossboard*) que l'on positionne comme un objet 3D usuel polygonal. La figure 16.23 illustre ces deux techniques.

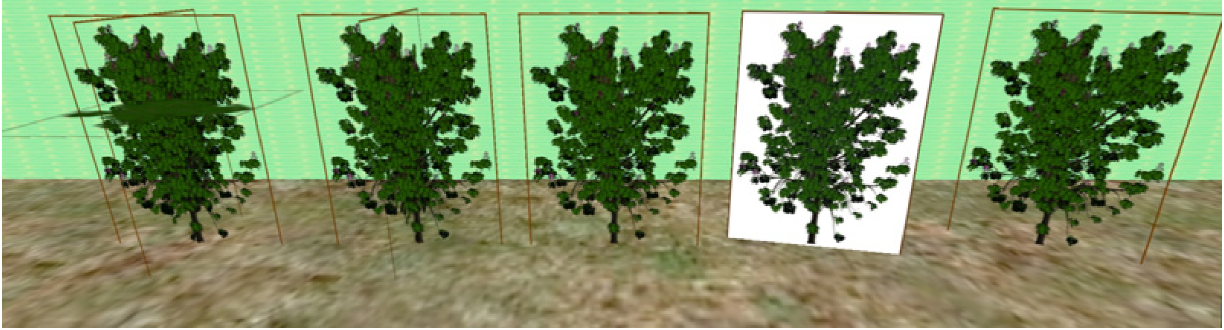


**Figure 16.23.** Imposteurs pour représenter un arbre simulé.

Appelées imposteurs, ces représentations sont constituées de plans sur lesquels on plaque des images de l’arbre simulé. **De gauche à droite** : un *crossboard* constitué de trois plans orthogonaux (vues de face, droite et haut). En deux, un *crossboard* sans la vue du haut, puis limité à la vue de face. À droite, un *billboard*, dont l’orientation est constante vis-à-vis de l’observateur. En quatrième position, le même *billboard* n’utilisant pas la transparence pour le fond. Ces scènes sont décrites en langage VRML (*Virtual reality meta language*), et peuvent être visualisées sur un explorateur Web (d’après, Jaeger *et al*., 2010).

Un *sprite* est généralement une image plus petite, souvent en mouvement. Elle est appliquée directement à l’écran, indépendamment de l’orientation de la caméra. La représentation de feux, de flocons de neige, de gouttes de pluie, emploie typiquement cette technique.

Dès nos premières conceptions de scènes, il était devenu incontournable d’utiliser des techniques simples représentant des images de végétaux plutôt que leur géométrie. On parlait de « formes pixels » (Jaeger, 1987). On appelle forme pixel une forme définie par une image de faible définition (160 X 160 points par exemple). Cette forme sera définie par des points ou des traits (si plusieurs points de la même couleur se succèdent) dans un plan. Un semblant de volume peut être rendu en décrivant une forme par 2 plans orthogonaux. De telles formes sont très utiles pour générer rapidement tout un ensemble de végétaux, mais ne peuvent pas être employées pour des vues aériennes ou approchées (figure 16.24).

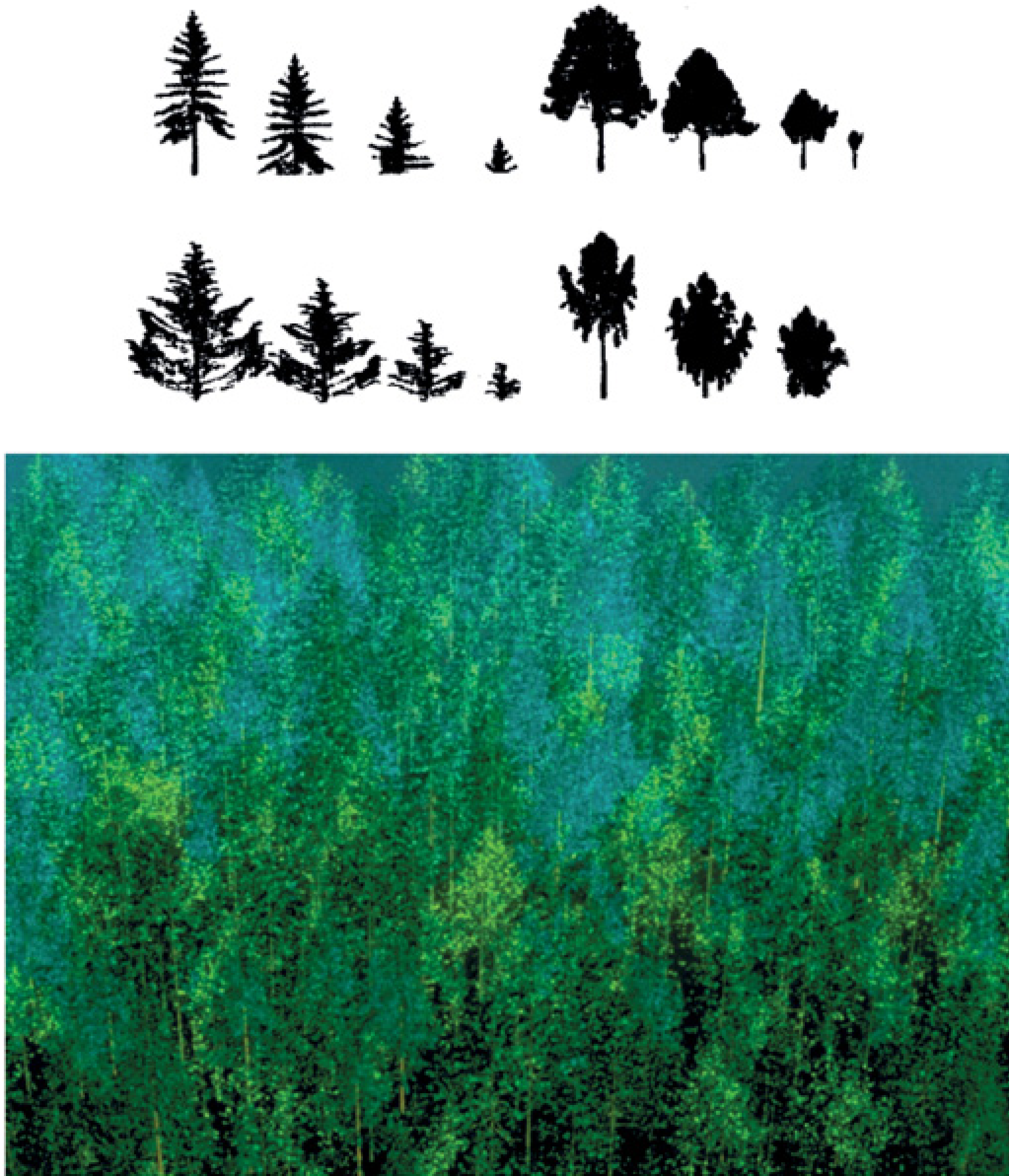


**Figure 16.24.** Formes « pixels ».

La première construction d'imposteurs, présentée dans la thèse de Marc Jaeger en 1987. Réalisation d'une scène forestière employant cette technique (Jaeger, 1987).

Aujourd'hui, grâce à la technologie des textures, l'usage du *billboard* et du *crossboard* est devenu courant dans de nombreux outils professionnels (LandSim3D), pour la visualisation Web (Honjo, Lim, 2001), (Honjo *et al*., 2009) ou les jeux.

Les textures ne permettent pas de prendre en compte les effets de parallaxe, car inscrite sur un plan, elles ne peuvent rendre compte de l'impression de

relief. Pour pallier ce problème, on peut utiliser plusieurs vues ou plusieurs profondeurs de textures pour un même objet. Jakulin fut le premier à utiliser des coupes de vues orthographiques (Jakulin, 2000) sur des représentations de palmiers. Xavier Décoret et ses collègues de l'Inria (Decoret *et al.*, 2003) proposent une méthode qui permet de répartir automatiquement des plans recouvrant l'objet de façon optimale. En calculant les vues sur chaque plan, ils construisent un ensemble de *billboard*. Les imposteurs sont affichés lors du rendu, les plans se superposant et se combinant à l'aide de la composante de transparence des textures. Nous avons, en collaboration avec l'équipe du Professeur XiaoPeng Zhang au Liama, adapté cette technique au végétal, et plus particulièrement à la plante seule. Elle consiste à créer un atlas avec des vues orthographiques de l'arbre en entier ou de sa couronne dans le cas hybride (Bao, 2010). Cette solution est également employée dans les outils professionnels tels que LandSim3D de Bionatics SA comme illustré en figure 16.25.

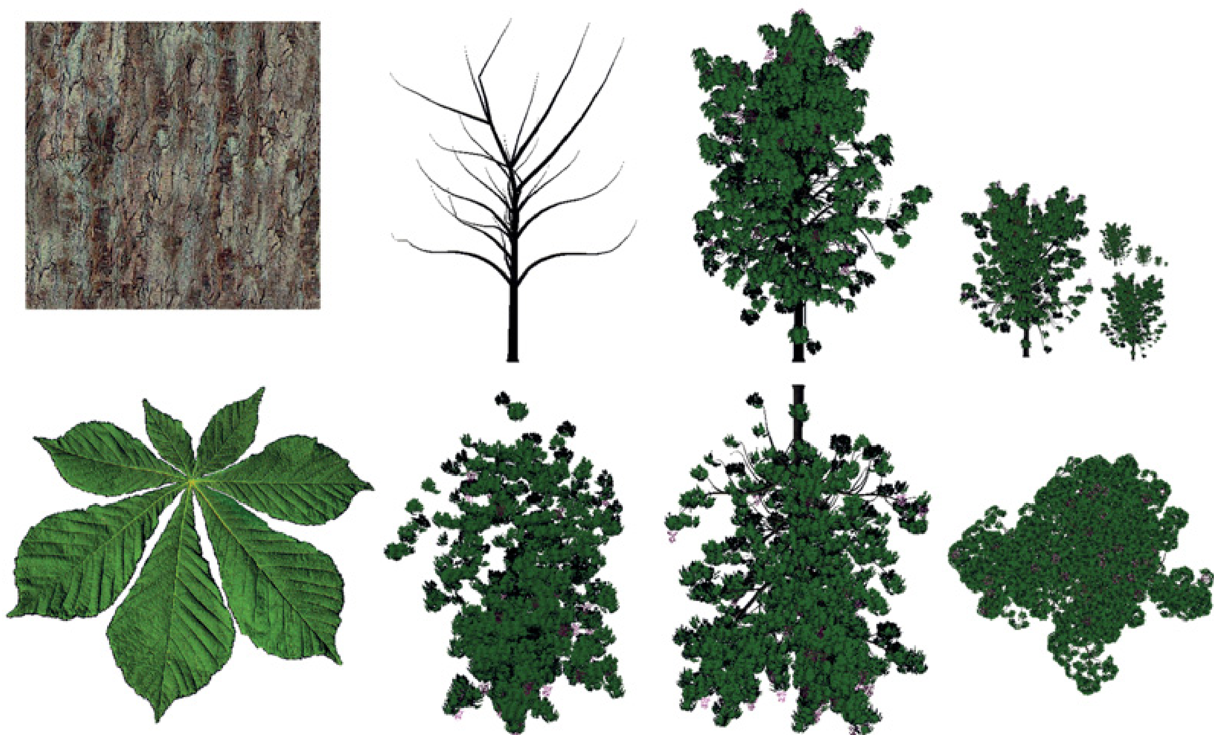


**Figure 16.25.** Texture « atlas » d'un marronnier.

Cette texture contient plusieurs vues employées pour une représentation multi-échelle d'un marronnier. **À gauche**, les textures que l'on calque sur la géométrie des branches et des feuilles pour les représentations tridimensionnelle. **En deuxième colonne**, nous avons un imposteur par type d'organe pour la conception de billboards. Puis, **en**

**troisième colonne et en bas à droite**, 3 vues orthogonales de la plante pour construire des crossboards à 2 ou 3 plans. Enfin, **en haut à droite**, mêmes vues avec des résolutions de plus en plus faibles (divisées par 2 à chaque étape). Dans l'affichage d'une scène contenant des marronniers, l'atlas est chargé dans la mémoire graphique. Selon la distance à l'observateur, des représentations géométriques distinctes seront employées en fonction de la distance à l'observateur, impliquant les diverses portions de l'atlas (Jaeger, 2013).

De nombreux autres développements s'appuient sur l'usage d'imposteurs avec des complexités croissantes. De la simple gestion des profondeurs proposées par Nelson Max (Max, 1996), les imposteurs sont devenus des nuages de plans (*clusters*), dont la construction est hiérarchisée afin d'adapté la complexité de la géométrie et de l'illumination à la distance à l'observateur (Behrendt *et al.*, 2005). Ce type de solution est également employé dans les outils professionnels. Ainsi, LandSim3D de Bionatics SA, comme illustré en figure 16.25, utilise une approche hybride (mélange 2D et 3D) où la décomposition de la plante en imposteurs (plaques texturées) dépend de la distance à l'observateur et d'une métrique appliquée à l'architecture de la plante. Cela permet de sélectionner des parties représentatives de la plante qui sont transformées en imposteurs remplaçant toutes les parties équivalentes (du point de vue de la métrique) de la plante. Un arbre adulte représenté par plusieurs millions de triangles en 3D peut ainsi garder son apparence générale avec une représentation hybride totalisant seulement quelques centaines de triangles.

### Représentations par points (surfels)

Dans le rendu à base de points, on affiche une discrétisation des surfaces (voire des objets) de la scène plutôt que des primitives géométriques. Plusieurs avantages en découlent : le rendu d'un point est simple, rapide. Les points étant indépendants les uns des autres, il n'y a pas lieu d'impliquer une structuration. Enfin, les niveaux de détails sont simples à définir, en relation avec un pas de discrétisation.

L'approche possède cependant des limites dues à l'absence de cohérences dans les modèles et, dans notre cas sur la génération des points eux-mêmes.

Pour pallier l'absence de cohérence, les points sont représentés par des « surfels ». Le concept de surfel (abréviation de surface élément), fut développé par les chercheurs allemands Pfister Zwicker, Van Baar et Gross (Pfister *et al.*, 2000).

## Notion de surfel

Un surfel est un échantillon ponctuel de la surface d'un objet avec des attributs de position, texture, normale, etc. À l'affichage, les surfels texturés doivent être filtrés avant d'être représentés (écrasés) sur l'écran (point *splatting*). Le filtrage le plus répandu est le filtre par pondération moyenne elliptique (EWA Filter, *Elliptical Weighted Average*) (Heckbert, 1989) qui donne de très bons résultats visuels mais aussi un lourd coût en temps de calcul.

La définition des surfels, c'est-à-dire leur composition, est aussi un problème. En synthèse d'image, les objets sont souvent représentés par des surfaces pour lesquels les surfels s'obtiennent par discrétisation. Dans les travaux pionniers (Pfister *et al.,* 2000), l'objet est représenté par des échantillons de surface composés d'une profondeur, une normale et différents niveaux de couleurs pré-calculés (issus de la texture appliquée à l'objet). Les surfels sont regroupés dans une structure hiérarchique. Cette structure est créée lors de la discrétisation de l'objet 3D, basée sur trois vues ortho-graphiques de l'objet (face, profil et haut). Dans le cas des végétaux cette structure est coûteuse. Les chercheurs de l'Inria, Gilet, Meyer et Neyret (Gilet, 2005) proposent une représentation construite par des surfels triangulaires, points et segments de droite. La représentation initiale (souvent) polygonale est convertie en triangles que l'on plonge dans un espace cubique (de 4 par 4 par 4). Dans chaque boite, les auteurs fusionnent, en fonction de leur taille chaque triangle en un point ou en un segment. Ces représentations sont fusionnées à leur tour. L'ensemble des fusions génère des représentations multi-échelles de surfels (triangles, points, segments), qui seront affichées à leurs niveaux correspondants, selon la distance à l'observateur.

### Modèles hybrides

Aujourd'hui les représentations végétales interactives les plus spectaculaires sont présentes dans le monde du multimédia et en particulier dans celui du jeu *Crysis by Crytek* (Kharmalov, 2008) ou dans le monde professionnel (LandSim3D[6]). Elles emploient des modèles hybrides qui s'appuient sur des éléments structuraux polygonaux pour le tronc et quelques axes principaux et utilisent des images pour les couronnes ou les complexes de feuilles.

Dans nos travaux, nous avons exploité les acquis des modèles multi-échelles des feuillages : les textures de feuillage et branches sont calculées sur les plans des parallélogrammes définissant le feuillage aux niveaux de détail ultimes (Deng *et al.*, 2007a). Cette approche s'est révélée efficace

pour la reconstruction tridimensionnelle de forêt à partir d'inventaires réels tel qu'illustré en figure 16.26 (l'ombre au sol est également un imposteur).



**Figure 16.26.** Modèles hybrides.

Les arbres au premier plan sont des modèles mixtes, dont le tronc et les grandes branches sont définis par des polygones tridimensionnels, alors que les feuillages sont des imposteurs. Cette vue implique 4 espèces différentes de divers âges. La scène a été obtenue à partir d'une fiche d'inventaire forestier (Deng Q.-Q., Zhang X.-P., Lei X.-D., Jaeger M., 2007).

Dans ces approches hybrides, les techniques de rendu utilisent massivement les capacités des cartes graphiques (les GPU) avec entre autres, des approches de rendu multi-passes (Kharlamov *et al.*, 2008 ; Sousa, 2008) donnant à l'industrie du jeu des représentations impressionnantes.

## Représentations dans les outils et les pratiques en foresterie

Pour la synthèse d'image, la caractérisation d'un arbre, ou plutôt de sa couronne par une unique enveloppe, même fortement concave, supporte mal des vues rapprochées même si les représentations sous formes d'ellipsoïdes sont parmi les plus anciennes (voir l'approche pionnière de Gardner, 1984). Les approches géométriques « globales » sont donc peu

employées en imagerie, trop grossières vis-à-vis des modèles géométriques, trop proches du *crossboard*. Elles sont plutôt employées dans les stades amont de modélisation pour contraindre des développements, ou dans le cadre d'outils forestiers. En effet, dans de nombreuses applications de ce domaine, la caractérisation des individus (des arbres) emploie des grandeurs synthétiques : hauteur, diamètre du tronc à 1m30, hauteur de la première vivante...

Ces informations permettent de construire des représentations de couronnes à partir de forme prédéfinies. C'est le cas dans les outils tels que Forester[7] , SmartForest (2000), WorldConstructionSet[8] , Stand Visualization system (SVS). Dans le cas de Forester, on affecte une forme conique par défaut à une instance d'arbre. L'outil permet, dans ses fonction de visualisation réaliste, d'utiliser une représentation polygonale 3D statique, qui sera, de fait, la même pour toute les instances de l'espèce. Dans le cas de SVS[9] développé par l'United States Department of Agriculture, Forestry Service, l'outil dispose d'un éditeur spécifique. C'est un modèle géométrique d'arbre, basé sur la définition d'une enveloppe paramétrique de la couronne. Elle est définie par une hauteur, un type de forme et un à deux diamètres. Cette couronne est utilisée comme une enveloppe contraignant des branches dont l'utilisateur spécifie la densité et l'inclinaison (figure 16.27). Elle possède une petite fonction d'évolution, montrant la montée et la déformation du houppier au cours du temps.

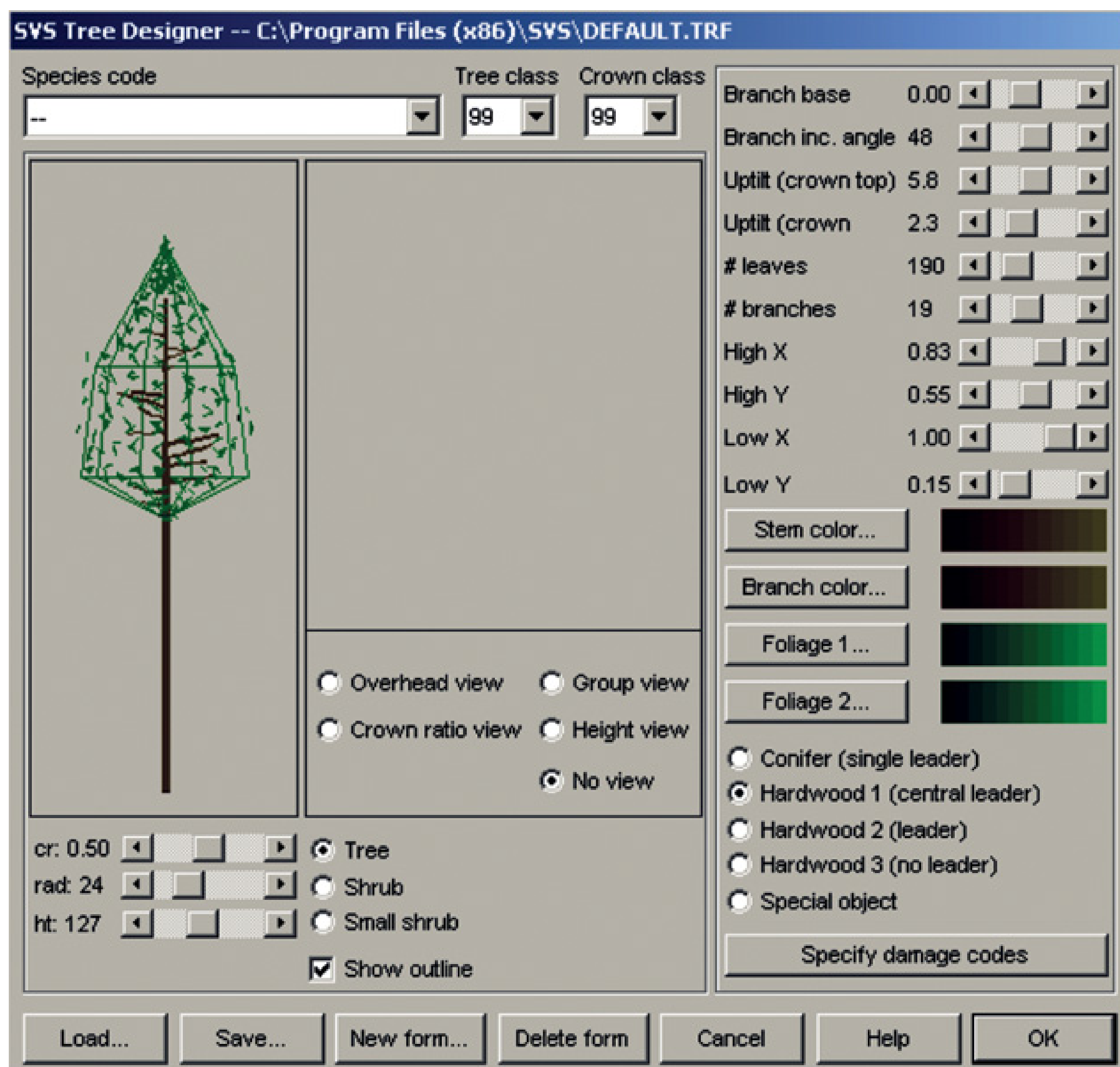



**Figure 16.27.** Représentation géométrique des arbres dans l'outil SVS.

**Sur la gauche**, sous la représentation, les paramètres forestiers usuels caractérisant les couronnes. **Sur la droite**, un jeu de paramètres géométriques et graphiques dédiés à construire une représentation et une visualisation plus ou moins exhaustive de la branchaison et de la couronne. Capture d'écran de l'outil Stand Visualization System de l'USDA.

## Représentations issues des acquisitions du monde réel

La reconstruction 3D de plantes à partir d'images simples ou multiples ou d'acquisition laser forme une thématique récente, en plein essor. Les approches de reconstruction s'appuient sur des modalités différentes, de la

simple image à l'exploitation de plusieurs jeux d'acquisition laser. En général, le traitement des acquisitions permet de construire soit des squelettes, soit des cibles, qui vont définir la structure ramifiée (Quan *et al*., 2006 ; Reche-Martinez *et al*., 2004 ; Shlyakhter *et al*., 2001 ; Tan *et al*., 2007 ; Tan *et al*., 2008). Cette dernière est affinée par des approches utilisant localement des règles (empiriques, systèmes de particules, grammaires) pour garantir la continuité des axes et générer les bout d'axes ou les axes périphériques.

La première reconstruction de ce type (Shlyakhter *et al*., 2001) s'appuie sur l'enveloppe convexe obtenue par traitement de clichés photos, les axes principaux guidant la définition de règles de L-système. À ces travaux, lourds à mettre en œuvre, ont succédé des approches constructives utilisant une discrétisation régulière de l'espace (dont les cubes unitaires sont appelés des voxels) (Reche-Martinez *et al*., 2004 ; Quan *et al*., 2006).

Dans la plupart des approches, on opère en deux temps. Une première étape vise à construire les axes principaux. Dans une deuxième étape, des procédures spécifiques, inspirées des approches de modélisation procédurales, sont employées pour générer les axes secondaires et le feuillage. L'une des approches les plus originales à ce stade est sans doute celle utilisant des particules en migration vers l'enveloppe de la couronne (Neubert *et al*., 2007).

Avec l'essor des acquisitions laser terrestre (Tlidar), les reconstructions tridimensionnelles à partir d'échantillonnages ponctuels initiés par J. Bloomenthal se sont de plus en plus développées (Cheng *et al*., 2007 ; Xu *et al*., 2007 ; Ning *et al*., 2009).

Dans la majorité de ces travaux, le premier stade de traitement réside dans une classification des données. Elle est obtenue en calculant localement les normales aux points dont on ne conserve que les voisinages et dont les courbures sont proches, propriétés discriminantes des axes par rapport au feuillage. Les portions de branches sont ensuite extraites par propagation d'une fonction géodésique de calcul de distance (Chen *et al*., 2008). Selon le cas, elles peuvent ensuite être analysées, fusionnées, complétés, jusqu'à l'obtention d'un squelette structuré (Ning *et al*., 2009).

Dans la thèse de Zhu Cao au Liama, il est également montré que l'enveloppe feuillée pouvait être extraite pour obtenir une surface de

couronne ou une décomposition de couronnes via une tétraédrisation. Elle est construire par le formalisme des *Alpha shapes* (Edelsbrunner *et al.*, 1994), une extension paramétrique des diagrammes de Voronoï. Par un processus itératif, nous calculons le paramètre alpha pour lequel l'enveloppe reste une unique surface (Zhu, 2008).

On peut quelque peu réduire la durée des itérations et leur complexité en définissant des groupes au sein des points de la couronne. Pour ce, on extrait d'abord les branches par propagation d'une fonction géodésique de calcul de distance. Puis on construit des groupes (clusters) avec les points de couronnes en prolongeant les axes principaux du squelette. On applique enfin le processus de maillage solide décrit ci-dessus sur chacun des groupes identifié, réduisant notablement les temps de calculs (Zhu *et al.*, 2010) (figure 16.28).

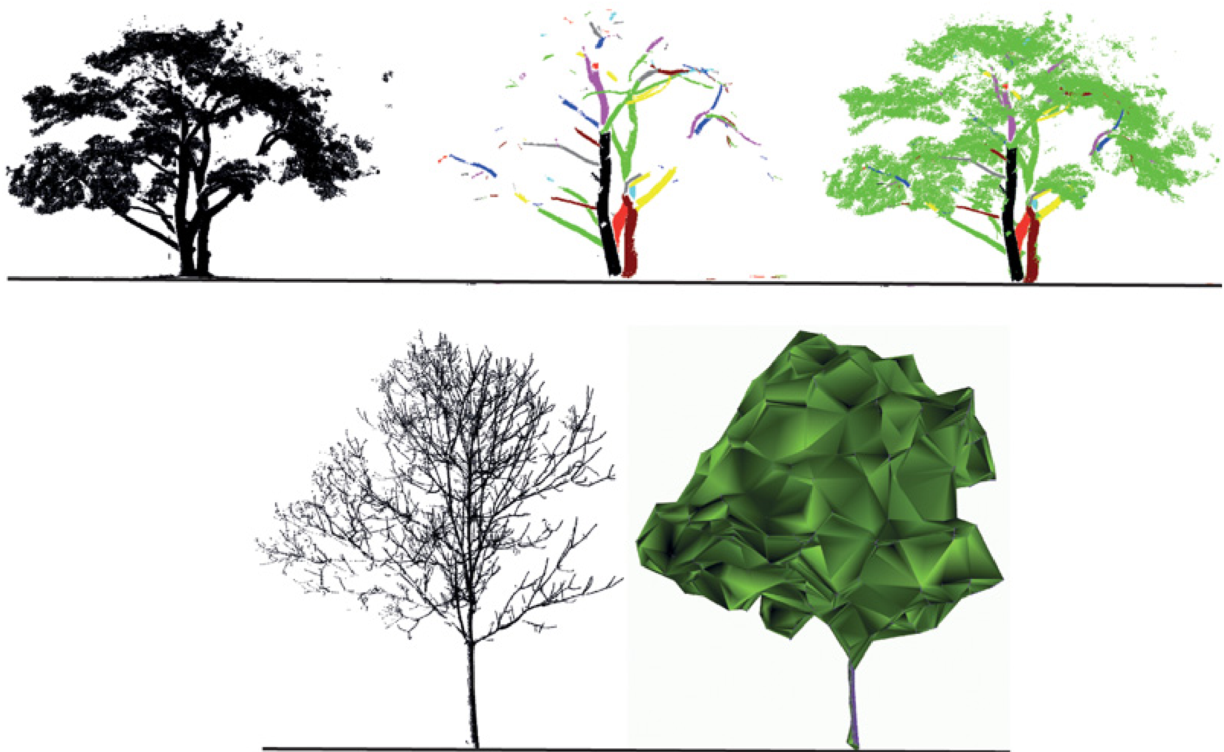


**Figure 16.28.** Représentations obtenues à partir du traitement d'acquisition du Laser terrestre.

**En haut** : on sépare les points du feuillage de ceux de la structure par soustraction. **En haut à gauche** : les données laser se présentent selon un grand nombre de points dont les positions sont connues. Les points des branches montrent une continuité géométrique et de courbure dans leur voisinage ; ils sont regroupés et définissent des portions d'axes (**en haut au milieu**). Les autres points sont considérés comme des feuilles (**en haut à**

**droite**). **En bas** : construction d'une représentation polygonale à partir d'un maillage tridimensionnel. Dans cette approche on part d'un maillage tridimensionnel dans lequel on enlève petit à petit les faces internes pour aboutir à l'enveloppe de l'arbre (Zhu Chao, Xiaopeng Zhang, Marc Jaeger, 2009).

Les applications du laser se multiplient chaque jour mais comportent encore de nombreuses difficultés pour un usage massif. Face aux volumes de traitement, à la complexité d'extraction de données dans les cimes, elles privilégient aujourd'hui des développements exploitant des caractéristiques statistiques géo-spatialisés sur les principaux axes, en particulier pour la définition de données d'inventaires forestiers. Dans les usages multimédia, l'analyse de données sur des individus isolés progresse bien et permet des reconstructions convaincantes (Livny *et al.*, 2010), aboutissant à des squelettes que l'on peut analyser finement et autorisant leur reconstruction.

## ⏵⏵ De la plante au paysage virtuel

En introduction de ce chapitre, nous avons souligné l'importance que révélait la représentation et la visualisation de l'individu plante. En sortie des simulations implémentant le modèle GreenLab, il est en effet crucial de représenter le résultat des calculs. Cependant, dans les applications du modèle, il est rare que les questions se limitent à l'individu en tant que tel, et les représentations demandées concernent majoritairement un ensemble de plantes.

Cet ensemble peut se limiter à une seule espèce (champ agricole) en présentant, dans une même vue des individus distincts, issus de calculs pour lesquels des données ou des paramètres changent :

– l'âge de la plante, afin de visualiser la croissance d'un individu particulier ;
– la graine (l'initialisation aléatoire dans un cas stochastique), pour appréhender la variabilité structurelle intra spécifique ;
– un facteur environnemental, pour appréhender la plasticité de l'architecture face à la pression de l'environnement (densité de plantation) ;
– un paramètre endogène, pour comparer des architectures de clones différents d'une même espèce, par exemple.

On peut également être amené à s'intéresser à la représentation d'une culture homogène ou non. Plus généralement, c'est un biotope plus ou moins complexe que l'on peut être amené à vouloir représenter. Au-delà du périmètre des activités de recherche, la représentation de biotopes intéresse de nombreux acteurs impliqués dans la gestion et l'aménagement des territoires, selon des entrés variées : urbanisme, écologie, loisir, et parc naturels), des acteurs de la défense, y compris civils (dans la prévention des risques, incendie notamment), mais aussi les acteurs du multimédia, et ceux des jeux vidéo.

À ce jour, toutes les applications courantes impliquant la représentation de végétaux à large échelle font appel à des représentations individuelles. Deux volets bien distincts composent donc ces outils : le premier concerne l'exploitation des représentations individuelles, en employant des techniques multi-échelles ; le deuxième concerne la définition des biotopes et leur interprétation pour la visualisation. Ces deux aspects sont abordés via l'exemple de deux outils de représentations à l'échelle de l'individu, puis à l'échelle du paysage.

## Construire les scènes à partir des représentations de l'individu avec l'outil Ligdraw

La représentation d'une plante simulée peut s'appuyer sur de nombreuses techniques plus ou moins performantes en termes de qualité graphique et de vitesse d'affichage, plus ou moins coûteuses en termes de ressources de calcul ou de mémoire. Si l'on exclut les réalisations multimédia de haute qualité (pour le cinéma en particulier), on peut dire que la majorité des applications cherchent à obtenir des représentations manipulables sur des machines usuelles en temps réel. La visualisation de scènes impliquant le végétal va privilégier des modèles géométriques légers, si possible multi-échelles, hybrides, voire uniquement basés sur des images.

Dans notre contexte de recherche, nous avons développé des outils simples de visualisation des plantes simulées. Les techniques employées dans ces développements s'inspirent des travaux présentés jusqu'ici. Nous exposons ici les principales caractéristiques de l'outil LigDraw, l'outil le plus couramment employé pour visualiser les simulations des outils Gloups, QinYuan et DigiPlante. LigDraw s'inscrit dans la logique de la

représentation temps réel, à l'échelle de l'individu, mais aussi du paysage via les fonctions de construction de représentations dégradées qu'il mobilise.

LigDraw est un outil qui s'appuie sur des composants algorithmiques développés depuis les origines de GreenLab. Ces modules ont été revisités, traduit en C++ et intégrés dans une interface utilisateur simple. L'application est écrite sous l'environnement de développement Qt[10] et emploie la librairie graphique OpenGL. L'application est un outil autonome, il est cependant systématiquement associé aux simulateurs Gloups et QinYuan, pour lesquels il constitue l'outil de visualisation de la plante simulée par défaut.

En entrée, l'outil accepte les lignes élastiques, mais également des fichiers de squelettes ramifiés selon le format standard Wavefront (.obj).

LigDraw possède des fonctions d'attribution de formes 3D aux différents organes, incluant un facteur d'échelle local, et des sélections ainsi que des fonctions d'attributions de propriétés graphiques, comme illustré en figure 16.29. Elles associent aux organes les paramètres d'illumination, et de texture tels que décrits plus haut.

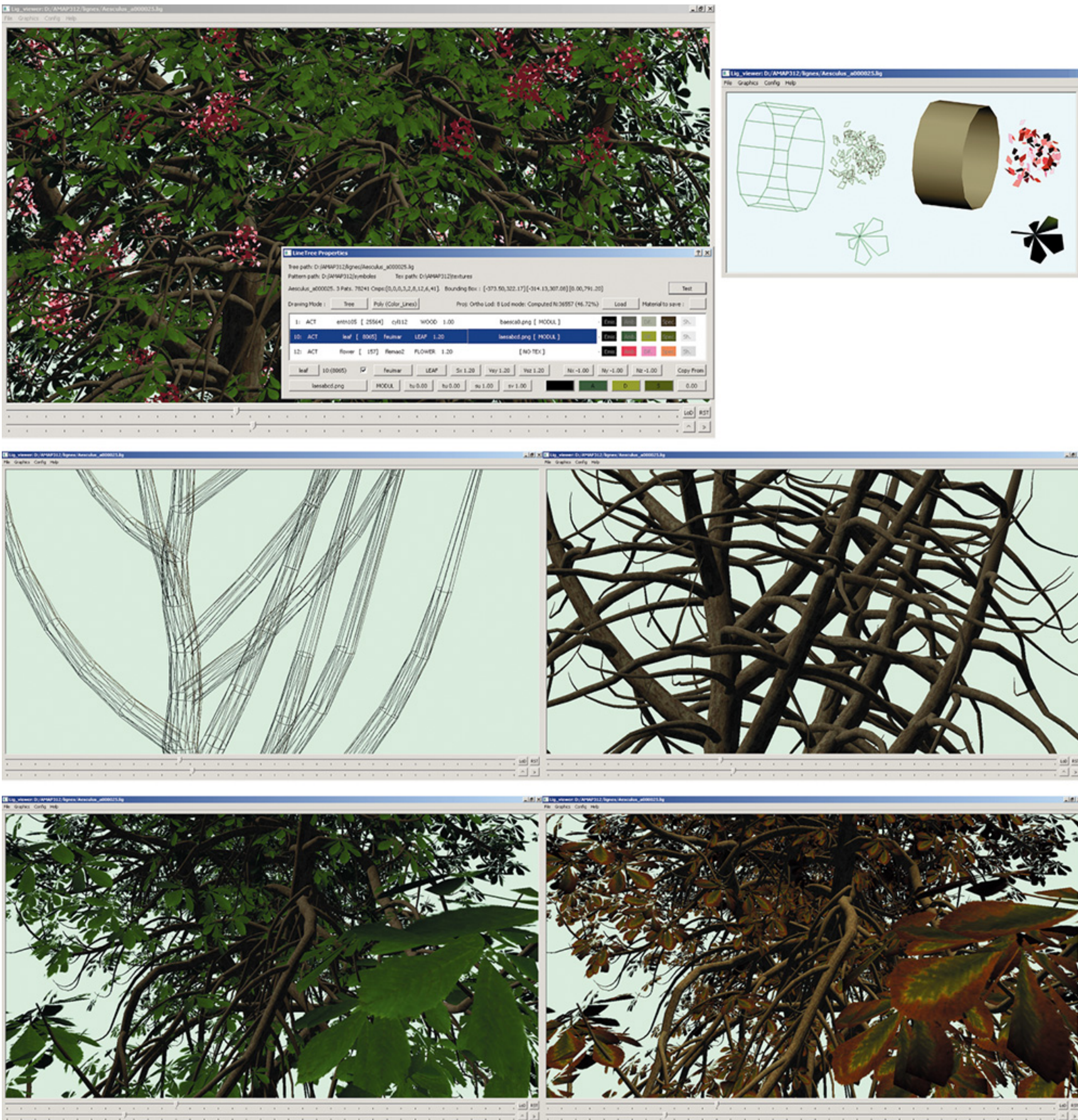


**Figure 16.29.** LigDraw.

L'outil de représentation et de visualisation de la plante générée par des implémentations du modèle GreenLab illustré sur un marronnier virtuel. **En haut** : deux vues de l'outil, à gauche la fenêtre principale avec les fonctions d'attribution des formes géométriques et des matériaux graphique aux organes ; à droite, visualisation des organes choisis avec leurs paramètres d'illumination. **Au milieu** : deux représentations avec deux niveaux de détail de la structure. Les feuilles et fleurs ne sont pas sélectionnées, le niveau de détail le plus faible est représenté en fil de fer alors que le biveau de détail moyen est texturé. En bas, le même vue en perspective avec des habillages de couleurs et textures légèrement différents (Jaeger, 2013).

L’outil propose une représentation interactive de toute plante simulée selon divers choix de représentations, en fil de fer, surfacique, ou limité au squelette, en vue orthographique et en perspective, avec des fonctionnalités de niveaux de détails. Les niveaux de détails sont fondés sur des critères de tailles géométriques, complétés pour les organes, d’un tirage aléatoire. Pour les axes, deux modalités de représentations sont possibles : par composants, autorisant des niveaux de détails selon le diamètre, par conversion en diagramme de Frenet. Dans ce dernier cas, les algorithmes de compression du squelette et de maillage adaptatifs sont utilisés.

L’outil donne accès à des programmes utilitaires spécifiques de conversions et de transformations des représentations, en particulier de compression, dont la génération multi-échelles des axes.

En sortie, LigDraw permet l’enregistrement d’images et de séquences d’images : rotation autour d’une plante, ou à l’opposé, vue fixe effectuée tour à tour sur des modèles distincts, ce qui permet des animations de croissance. Des options permettent ces enregistrements d’image avec leurs profondeurs et leurs transparences. La vue de la source de lumière peut aussi été conservée, pour permettre le calcul ultérieur d’ombrages.

Avec les sorties géométriques dégradées des programmes utilitaires spécifiques, LigDraw permet donc la construction d’imposteurs nécessaires dans des outils de visualisation de paysages ou de visualisation Web.

## Création de biotopes

La définition de la composition du couvert végétal sur un site est une problématique en soi, qui ne sera pas couverte dans cet ouvrage. Nous exposons simplement deux approches couramment employées dans les applications, qui partagent une description statique, descriptive, sans considération écologique. À l’usage, on différencie cependant les approches de définition explicite, à l’image de certaines applications forestières de celle fournissant une définition implicite du couvert.

Au niveau des outils, une approche explicite conduit à l’usage d’outils dits « individu centré ». En effet, dans ce cas, on raisonne à partir de l’individu, dont l’identification (espèce et âge en particulier) ainsi que la position spatiale sont précisément établis ; en d’autres termes tous les éléments

végétaux de la scène sont clairement identifiés, caractérisés et positionnés. En pratique de tels outils construisent les scènes à partir d'édition manuelle explicitant les caractéristiques individuelles. Afin d'éviter des tâches répétitives et fastidieuses, de nombreux outils permettent la définition de zones ou de trajectoires dans lesquelles des procédures vont spécifier les attributs des éléments. On peut ainsi construire une plantation ou un alignement en spécifiant les espaces entre individus, avec leur fréquence pour un peuplement hétérogène. Dans l'environnement AmapStudio (chapitre 15), le logiciel éditeur de scènes végétales Simeo[11] illustre parfaitement ce type d'approche.

À l'opposé d'une approche explicite, des outils proposent des approches procédurales. Dans ce cas, on décrit des propriétés génériques du peuplement, sans expliciter individuellement des caractéristiques. Un exemple est celui de l'usage de procédures définissant une probabilité de présence (en fait une densité) en fonction de la pente du terrain (le gradient du modèle numérique de terrain). C'est le cas de nombreux outils en synthèse d'image Terragen[12] , ProLand[13] , Genesys et Visual Nature Studio, mais aussi forestiers tel que Forester[14] , SmartForest[15] ou Stand Visualisation system. Dans ces approches, l'instanciation graphique individuelle est générée très tardivement, lors de l'affichage, en fonction de la visibilité de la zone de plantation. Celle-ci va définir, en fonction de la distance à l'observateur, la pertinence de la génération (inutile pour des petites plantes lointaines) et la modalité de la représentation : par des composants géométriques 3D ou des imposteurs.

La figure 16.30 illustre ces deux modalités en présentant respectivement des fonctionnalités de Simeo et de Forester.

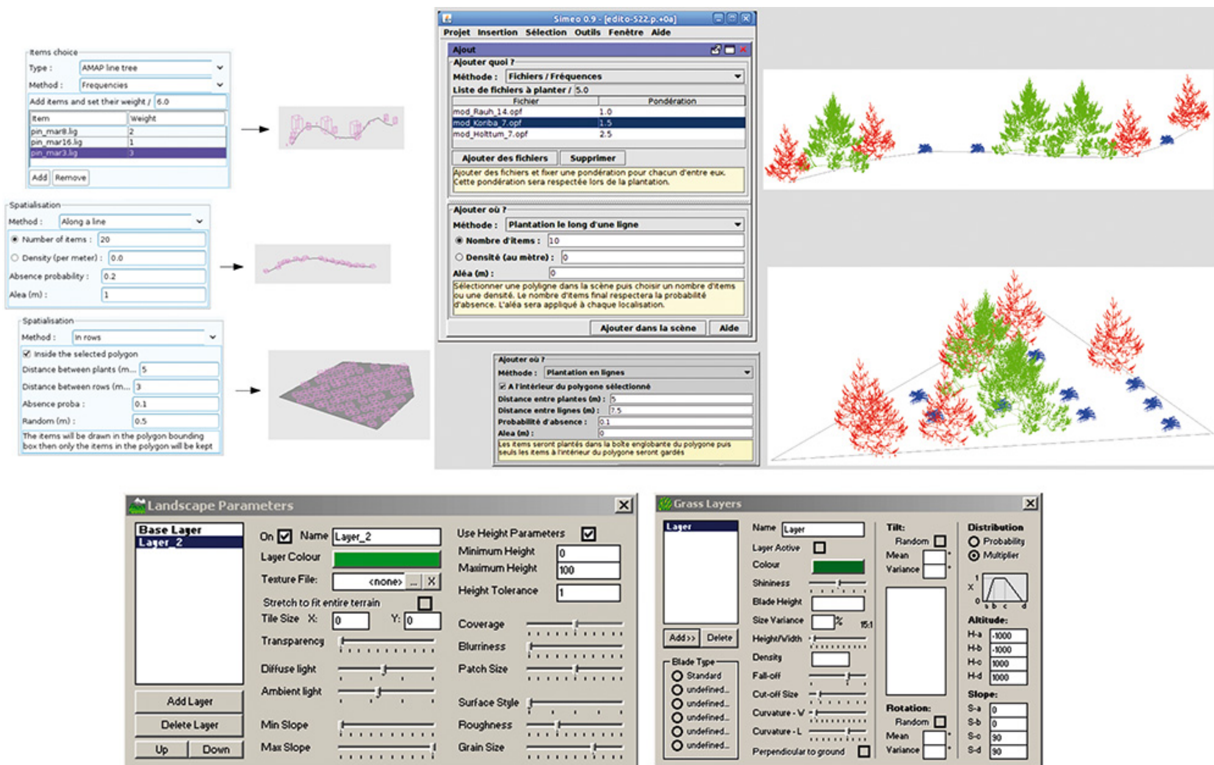



**Figure 16.30.** Saisie de scènes végétales. Approches explicites et implicites.

**En haut**, capture d'écran de l'outil Simeo. Le module ajout se décompose de deux parties, la première (en haut) spécifie les individus et leurs fréquences ; la seconde spécifie le placement des individus. L'application est illustrée sur une ligne puis dans une zone triangulaire. **En bas,** capture d'écran de l'outil Forester. À gauche, un éditeur d'une couche de végétation. On remarquera qu'il n'y a pas de critère individuel mais des critères d'apparitions, de taux d'occupation et de pente du terrain. A droite l'éditeur spécifique de la couche herbacée. Deux classes de paramètres définissent une couche : des paramètres géométriques d'une part et sur la colonne de gauche les paramètres d'apparition impliquant des fonctions probabilistes et des données altimétriques (François de Coligny, 2013 ; Stephen Dartnal, 2002).

Les outils avancés, et en particulier les outils employés pour la visualisation de projets d'aménagement intègrent en général les deux approches, c'est en particulier le cas de l'application LandSim3D[16] de Bionatics SA décrite ci-dessous, où la construction de l'implémentation végétation s'appuie sur la définition de biotope et de cartes, tout en autorisant des placements individuels, par exemple le long de voies ou pour positionner un arbre remarquable.

## LandSim3D : exemple d'outil de représentation du paysage

LandSim3D modélise un territoire à partir de couches d'informations géographiques décrivant la cartographie (dont la carte d'occupation des sols), la topographie, l'altimétrie d'un terrain. Elles sont recueillies sous la forme de données sources de type cartographiques, images / ortho photos et altimétriques, assemblées dans un référentiel géographique commun.

Les composants du paysage, en fonction de leur nature, sont ajoutés au modèle géographique, soit individuellement selon des positions spécifiques, soit selon des règles de distribution dans un maillage de zone (carte d'occupation). Pour l'environnement urbain, les bâtiments sont générés sous forme de volumes à partir de leur empreinte au sol et de leur information de hauteur. Les géométries et textures des architectures spécifiques telles que monuments ou ouvrages d'art peuvent être importés selon des formats standards de CAO (3ds, SketchUp, OpenFlight or Collada). Les réseaux (routiers, ferrés, fluviaux) peuvent être modélisés automatiquement en 3D à partir de tracés vectoriels 2D importés ou dessinés. Le profil et l'habillage (chaussée, marquage au sol et bas-côtés) sont fonctions des attributs des vecteurs (largeur en particulier). Une voie communale sera donc visuellement différente d'une route départementale. Les réseaux « géo-spécifiques » peuvent aussi être importées d'outils CAO classiques avec leurs textures, et intégrés au relief naturel du terrain.

Dans les espaces naturels, LandSim3D combine des cartes d'occupation des sols et de végétation (biotope). Ces cartes définissent des modalités procédurales de définition d'objets géométriques à la volée, en fonction de la distance à l'observateur. Les cartes des sols vont paramétrer des superpositions de textures représentant les différentes couches de sol (rocher, terre, herbe, poussière) et de dispersion de modèles 3D représentant des affleurements rocheux, des pierres, cailloux, souches, allées… Les cartes de biotopes vont de même définir, pour une distance à l'observateur donnée, les composants végétaux qui seront représentés dans chaque biotope. L'utilisateur aura par ailleurs décrit les biotopes en termes de distribution de plantes, d'âge, de densité. L'outil génère les représentations à plusieurs niveaux de détail (modèles hybrides, *crossboard*, *billboard*) à partir d'une implémentation du modèle structurel Amap.

Grâce à la génération procédurale de détail, et à l'usage massif d'imposteurs, l'application permet à tout moment de naviguer en temps réel dans des scènes couvrant plusieurs dizaines de km$^2$. Elle dispose par

ailleurs d’’outils de gestion de variantes et d’évolution dans le temps, afin de projeter l’observateur dans divers scénarios. Les représentations de la végétation sont recalculées selon les saisons et l’avancée dans le temps.

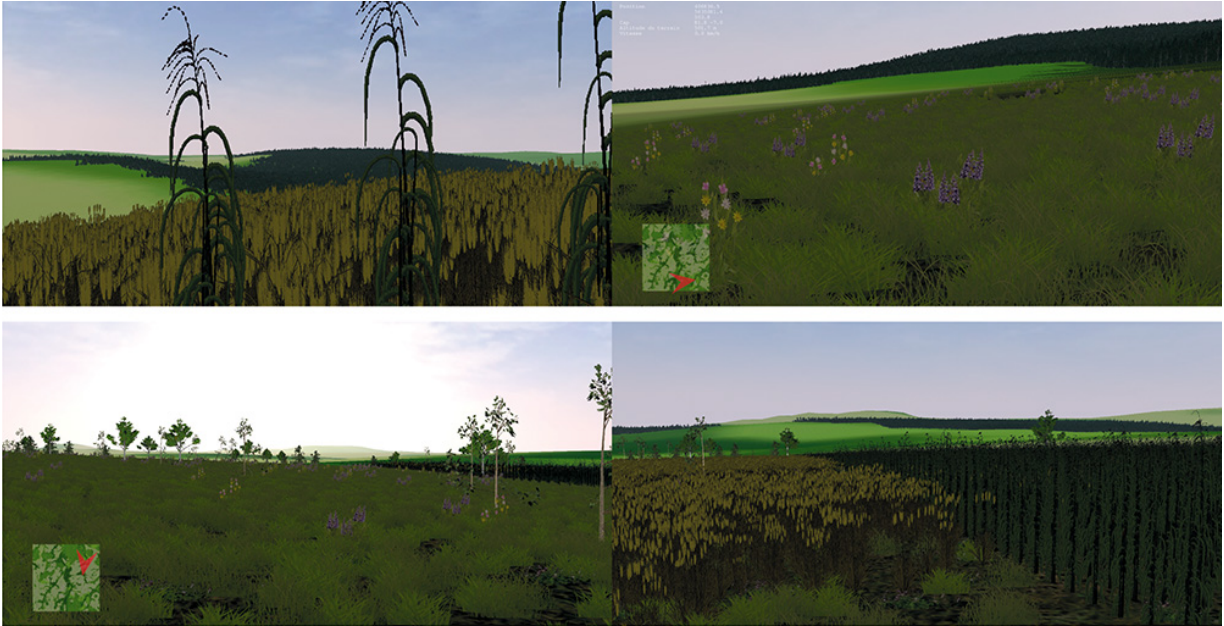


**Figure 16.31.** Scènes générées interactivement par l’outil LandSim3D.

Ces captures d’écran proviennent sont extraites d’un même parcours interactif sur un site d’Allemagne orientale comprenant des zones cultivées, forestières et de jachère. Les cartes d’élévation du terrain et d’occupation des sols ont été fournies par C. Furst (ZEF, Allemagne) (Bionatics SA, Jaeger, 2012).

Elle dispose enfin d’outils d’annotation et de publication qui permettent la distribution auprès d’acteurs externes voulant communiquer autour d’un projet, explorer ou se déplacer dans la maquette du projet. Cette publication s’appuie soit sur un outil d’exploration libre, soit sur l’Internet.

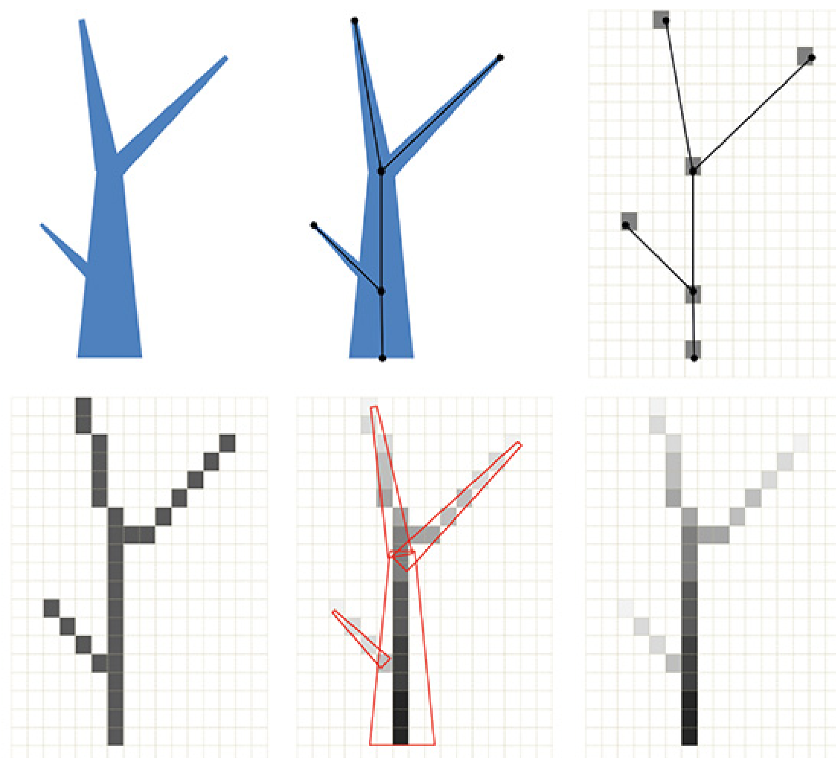
## Vers des paysages fonctionnels ?

On désigne sous le terme abusif de paysage fonctionnel une approche destinée à représenter des dynamiques (végétales) au sein de paysages virtuels, en se focalisant sur l’aspect production. Le terme de fonctionnel est utilisé en référence à l’imagerie médicale, pionnière dans le domaine. Des avancées intéressantes ont été menées sur ce thème, en s’impliquant bien en amont de la représentation, sur la simulation de la dynamique elle-même.

Le monde médical est familier de l'imagerie dite fonctionnelle. Cette imagerie (rayon X, scanner) est obtenue par l'introduction d'un produit de contraste radio opaque. Sa circulation et sa dégradation dans les tissus permettent de mettre en évidence des structures de transport ainsi que les tissus absorbant ou dégradant le produit de contraste. Au-delà de l'image « anatomique » on est en présence d'une imagerie fonctionnelle vis à vis d'un réactif.

Dans le monde végétal, le réactif omniprésent est l'eau, et nous avons vu que nous pouvons relier les stress hydriques à la taille des organes. Il est donc tentant de s'inspirer des techniques d'imagerie pour avoir une autre représentation des peuplements.

La scène végétale simulée est « plongée » dans un espace discret régulier, ce qui revient à la découper en couches successives (Jaeger, Teng, 2003). Constituée de cubes ou de voxels, elle traduit la nature de la végétation en spécifiant s'il s'agit de fruits, de branches ou de feuilles, avec un identifiant de l'espèce et une grandeur que l'on peut rattacher au fonctionnement – surface pour les feuilles, volume pour les parties de branche. Cette opération est relativement rapide car il suffit de transformer les directions principales des organes en section de droites dans l'espace discret (figure 16.32). Cette analyse exploite l'identification et la sommation des voxels décrivant le peuplement. On peut évaluer la biomasse produite par ce peuplement ou par telle ou telle espèce et contrôler la cohérence de la simulation. Dans les applications implémentant ce type de représentations, on parcourt le découpage de l'espace, que l'on interroge pour connaître son contenu, et non pas les composants des scènes.



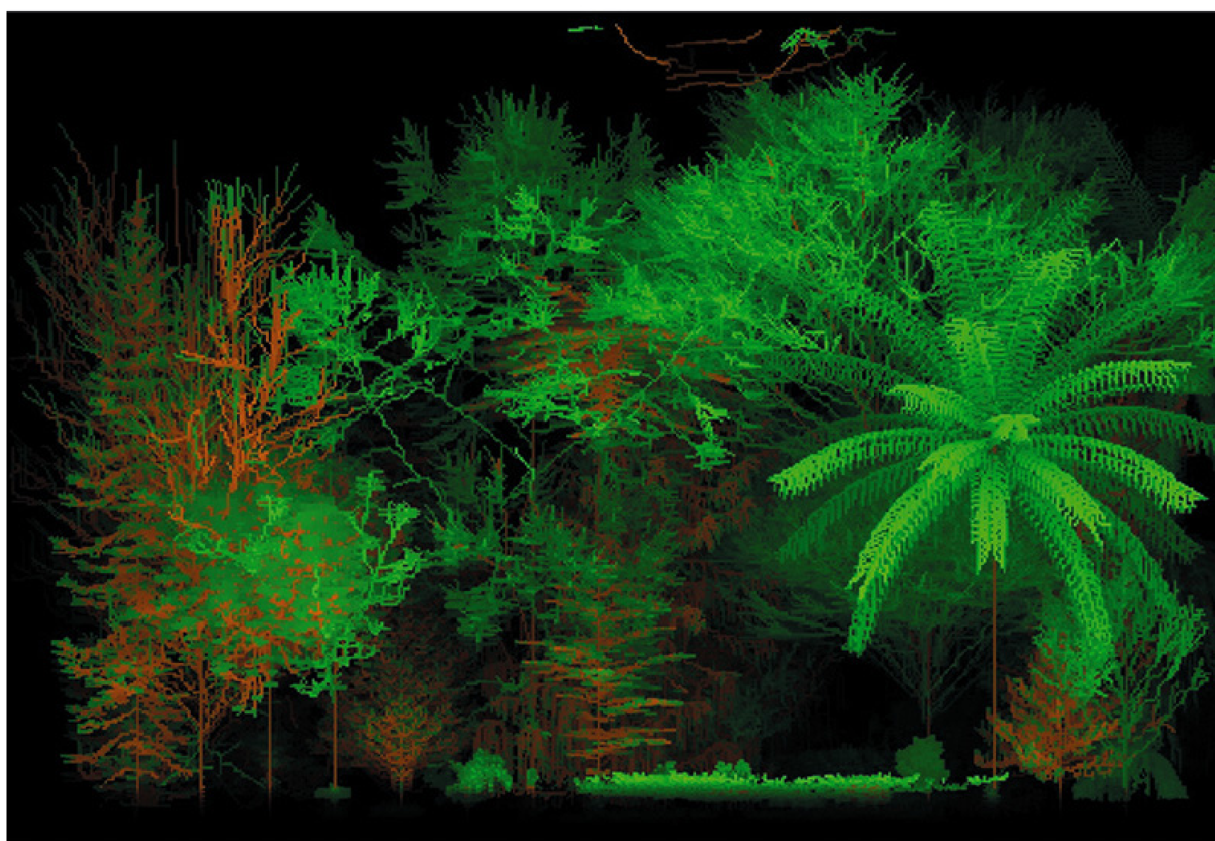


**Figure 16.32.** Création d’une représentation voxel.

**En haut**, de gauche à droite : la structure est décrite par les noueux des axes avec leurs diamètres. Les nœuds sont plongés dans l'espace discret. Les segments de droite liant les nœuds sont tracés. Enfin, le diamètre est codé en niveau de gris. **En bas**, conversion d'une scène selon ce principe (Jaeger, 2012).

Ces types de représentations autorisent aussi des visualisations intéressantes. Avec l'arsenal des techniques de visualisation de l'imagerie médicale, on est en mesure d'effectuer des représentations non seulement réalistes mais de grande complexité. Ainsi, au terme de la conversion du peuplement dans l'espace voxel, une opération dite de morpho-mathématique permet de dilater les axes discrets selon les diamètres stockés (figure 16.33) et va restituer l'occupation explicite des éléments dans les voxels. Les calculs effectués dans ces espaces voxels sont peu dépendants du contenu des voxels. L'hétérogénéité et la complexité du peuplement n'a donc que peu d'incidence sur la vitesse de traitement de l'espace de donnée. Ceci constitue donc un grand point d'intérêt dans le traitement et la visualisation de scènes végétales naturelles ou hétérogènes.

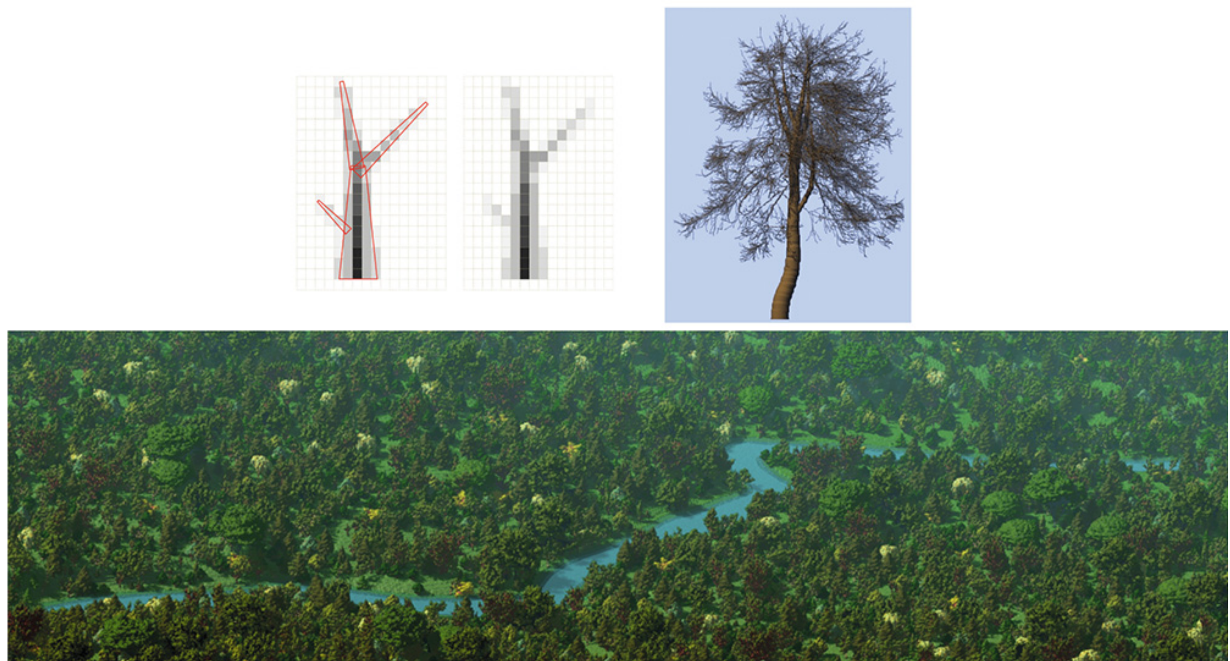


**Figure 16.33.** Usage de la représentation voxel pour la visualisation.

**En haut**, le processus de restitution des diamètres. **À gauche** : l'espace voxel est filtré selon un lissage récursif. **À droite** : une image est obtenue selon des techniques classiques de visualisation volumique. **En bas**, cette technique est bien adaptée à de grandes scènes hétérogènes (Jaeger, 2003 et 2012).

Par ailleurs, les découpages définissent des lieux dans lesquels les échanges (en eau) peuvent interagir. Ce type de représentation a conduit à la constitution de prototype de simulation de l'évolution de peuplement intégrant le cycle complet de l'eau : précipitation, ruissellement, diffusion (latérale et en profondeur) dans le sol, évaporation et évapotranspiration.

Ce type de représentation est cependant coûteux et les approches de simulation à l'échelle du paysage fonctionnel se sont orientées vers des représentations mixtes (grilles cellulaires pour le sol, définies par plusieurs couches), proches des représentations des systèmes d'information géographiques.

Dès lors, les représentations fonctionnelles ne se limitent pas à des représentations réalistes du végétal (et du terrain), elles peuvent mettre en œuvre des approches classique de visualisation scientifique de données en masses à partir de cartes décrivant le milieu. On peut ainsi obtenir des représentations présentant la teneur en eau dans le sol, la répartition de la production de la biomasse, ou des indicateurs environnementaux pour la croissance (figure 16.34). Les représentations réalistes gagnent, quant à elles, à intégrer les données climatiques utilisées dans les simulations, la pluviométrie par exemple dont la représentation graphique peut être mimée par un système de particules simples. Les conditions d'exposition (localisation, orientation, horaires) sont aussi utiles pour renseigner le modèle d'illumination éclairant la scène.

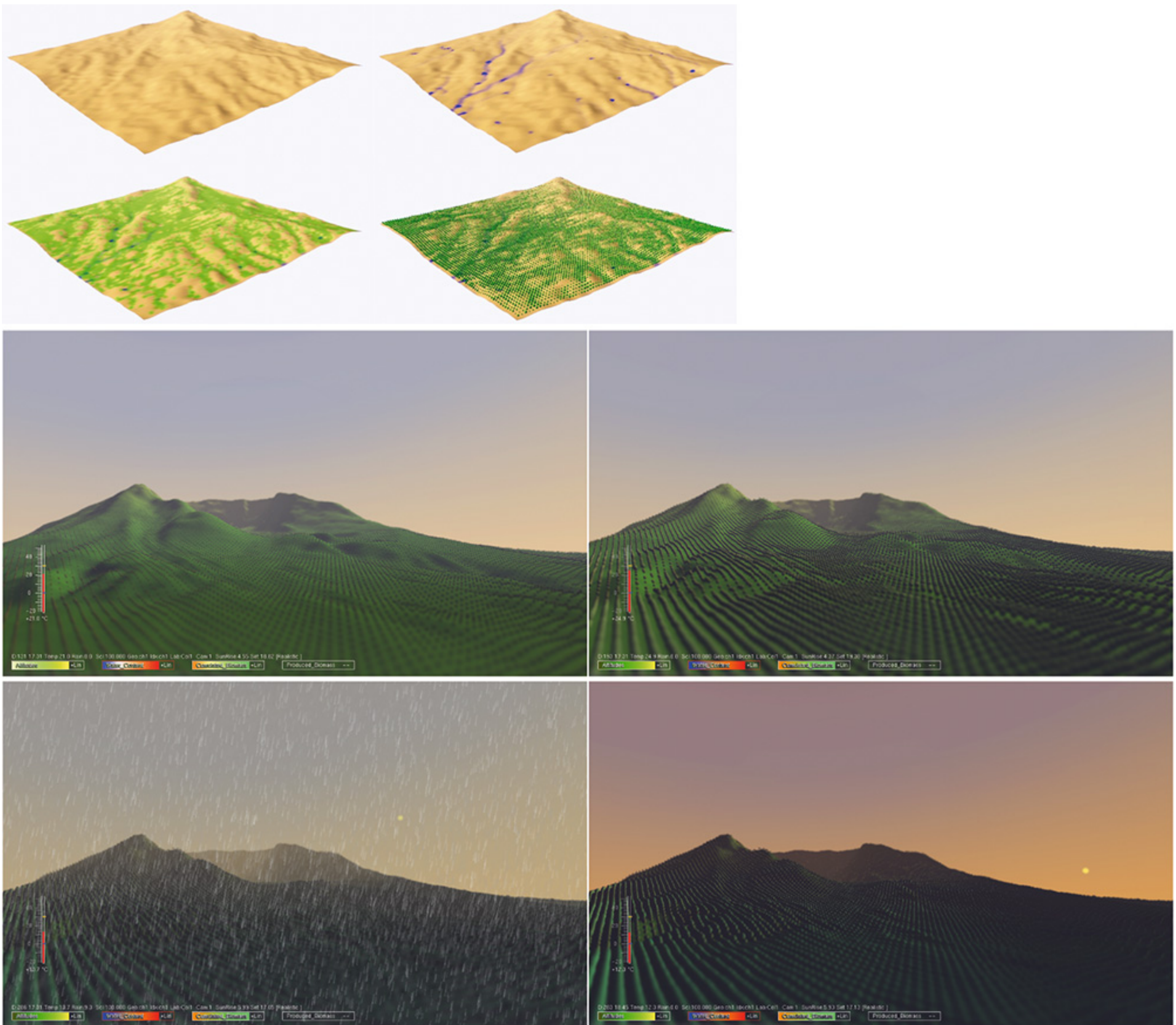


**Figure 16.34.** Visualisation de paysages dits fonctionnels.

La représentation de tels paysages simulés peut s'effectuer par la fusion de diverses couches. Ici, au modèle numérique de terrain, à gauche, sont ajoutés les cours d'eau, à droite. La biomasse produite est ajoutée ensuite sous forme de texture (vue de gauche) ou de primitives ponctuelles, à droite. En bas, dans ces représentations « plus réalistes », la biomasse cumulée est représentée par des sphères de rayon variable. Un ciel et des effets de pluie (par système de particules) sont ajoutés en fonction de la date, l'heure et des conditions climatiques (Jaeger, 2006, 2007 et 2012).

# ⏩ À retenir

Dans notre petit historique des modèles de création de plantes virtuelles, nous avons distingué trois principales modalités : une approche procédurale, constructive de la structure arborée, s'appuyant sur des règles

plus ou moins relatives à une croissance ; une approche descriptive par la définition géométrique d'une enveloppe, voire d'une simple photographie ; et enfin une approche reconstruite, à partir de données réelles acquises par un système automatisé ou non. Cette classification est discutable, car nombreuses sont les approches mêlant deux voir les trois modalités. Pour un état de l'art plus exhaustif, on peut se rapprocher de l'ouvrage de O. Deussen et B. Lintermann (Deussen, 2005) ou s'appuyer sur les cours (anciens) du Siggraph (Siggraph Courses on Natural Phenomena, 1987, 1993, 1996...).

Les approches par règles sont certainement les plus usitées pour générer des plantes virtuelles. Depuis de simples récursivités inspirées des fractales (Kawaguchi, 1982), (Oppenheimer, 1986), la communauté de la synthèse d'image a exploré de nouvelles approches. Basées sur la loi de gravité, les systèmes de particules (Reeves, 1987), basées sur les modèles utilisés en hydrologie (Eyrolles, 1986), et inspirée de la biologie (Lindenmayer, 1968) avec un développement conséquent autour des grammaires L-systèmes (Prusinkiewicz, 1990). Il n'y a pas de cloisonnement entre ces approches, en fait on trouve une multitude d'approches procédurales plus ou moins spécifiques s'appuyant sur des règles qui reflètent la mise en place de la ramification, sans être forcément en liaison avec la croissance au sens biologique du terme. On peut citer l'approche d'Aono et Kunii (Aono, 1984), les graftals (Smith, 1984), ou des combinaisons de composants (Lintermann, 1997). Nos développements anciens ou actuels s'inscrivent dans cette logique de fait, les règles de construction de la structure voulant traduire celles décrites par la botanique architecturale. Il n'y a pas lieu d'opposer fondamentalement les L-systèmes et les approches GreenLab, les grammaires peuvent être employées pour coder les éléments de l'architecture botanique, comme le montre Winfried Kurth (Kurth, Slodoba, 1997). Les approches par règles sont donc des approches que l'on rencontre dans le milieu agronomique et plus généralement dans les sciences de la plante.

La reconstruction tridimensionnelle est en plein essor. Elle s'appuie sur des modalités différentes, de la simple image à l'exploitation de plusieurs jeux d'acquisition laser. En général, le traitement des acquisitions permet de construire soit des squelettes soit des cibles qui vont définir la structure ramifiée (Quan *et al.*, 2006 ; Reche-Martinez *et al.*, 2004 ; Shlyalkhter

*et al*., 2001 ; Tan *et al*., 2007 et 2008). Cette dernière est affinée par des approches utilisant localement des règles (empiriques, systèmes de particules, grammaires) pour garantir la continuité des axes et générer les bout d'axes ou les axes périphériques. Des procédures spécifiques, inspirées d'approches semblables, sont ensuite employées pour générer le feuillage, en utilisant des particules en migration vers l'enveloppe de la couronne (Neubert *et al*., 2007). Les reconstructions tridimensionnelles à partir d'échantillonnages ponctuels initiés par J. Bloomenthal (1985) sont de plus en plus développées avec l'essor des acquisitions laser (Cheng *et al*., 2007 ; Xu *et al*., 2007 ; Nin *et al*., 2009).

Il existe de plus en plus d'interactions et de ponts entre ces diverses approches. Lorsque l'on considère en particulier les travaux visant à construire des structures réalistes depuis la saisie interactive de silhouettes (*sketch based génération*), on met en œuvre des techniques ou l'enveloppe est contrôlée par l'utilisateur; ce dernier choisit ensuite des heuristiques pour générer la structure en définissant quelques traits de la structure et des règles (Chen *et al*., 2008 ; Wither *et al*., 2009), se rapprochant ainsi des modèles définis par composants, vus précédemment (Deussen, 1997 ; Lintermann, 1999).

Entre les images de plantes simulées par les agronomes — par des modèles structuraux — dans la fin des années 1980 à celles générées aujourd'hui, il est bien difficile de dater et de faire un tri. Il en est de même pour les informaticiens, du Mighty Maple de Bloomenthal aux arbres hybrides dans les jeux scènes de Crytek, où sont les innovations ? Pas dans la précision de la description géométrique des plantes, bien au contraire, elle s'est appauvrie par l'usage massif d'imposteurs ! En fait, dans la représentation des plantes virtuelles, on a surtout gagné en efficacité, on visualise rapidement, avec interactivité dit-on. Et on peut le faire car non seulement le matériel le permet, mais surtout parce que la structure de l'objet est transformée, simplifiée. De la structure on tend vers la forme, au sens littéral du terme, synonyme d'apparence. Et l'apparence dépend du contexte, de la distance à l'objet... ce qui peut expliquer qu'il n'y a pas une méthode efficace multi-échelle pour représenter ces structures mais bien une panoplie.

Mais l'élément déterminant de l'évolution de la représentation des scènes naturelles ne s'inscrit plus dans la vitesse d'affichage. En effet, les

applications des modèles structures fonctions et les besoins du multimédia ne portent pas sur la plante isolée mais sur un ensemble de plantes, des cultures, des forêts, des paysages virtuels avec lequel l'utilisateur interagit. Et dans ces scènes, il n'y a aucun intérêt à représenter la même plante à perte de vue. On doit y (re)trouver la variabilité du terrain, et la capacité à interroger les éléments constituant la scène. Mais la variabilité dans les scènes constitue une contrainte importante que les évolutions techniques (mémoire et GPU) ne peuvent surmonter, pour l'heure.

Dans les approches de visualisation de plantes que nous proposons, on perçoit une trame claire, unique dans le cheminement, allant de la simulation (la structure) vers l'apparence : la réduction de la complexité par agrégation de composants. Ce que l'on attendrait d'un modèle efficace est exactement l'inverse : disposer d'une géométrie simple, que l'on raffine en fonction des besoins et contraintes de la visualisation. C'est la manière dont nous percevons l'environnement. Et ce que percevons de premier abord n'est pas une forme. Pour toute civilisation sur Terre, l'apparence de l'environnement végétal est avant tout une couleur : le vert. C'est le vert de la production, celui de la fonction. Il y a donc une autre trame à exploiter, celle de la prise en compte de la fonction, c'est-à-dire de la production végétale comme un support de représentation.

---

5 Onyx Computing: http://www.onyxtree.com/

6 Bionatics SA and LandSim3D tool. http://www.bionatics.com/

7 Forester tool. URL: http://www.dartnall.f9.co.uk/forester/

8 World Construction Set, Visual Nature Studio, Scene Express. http://3dnature.com/

9 Stand Visualization System. http://forsys.cfr.washington.edu/svs.html

10 Qt : http://qt-project.org/

11 SIMEO. Free scene editor CAPSIS based. http://amap-dev.cirad.fr/wiki/simeo/Simeo

12 Terragen tool. http://www.planetside.co.uk/terragen

13 Proland. http://proland.inrialpes.fr/index.html

14 Forester tool. http://www.dartnall.f9.co.uk/forester/

15 Smart Forest, 2000. Smart Forest, 2000. User's Manual, Version 6.5, 14 p.

16 Bionatics SA and LandSim3D tool. http://www.bionatics.com/

# Chapitre 17

# Applications diverses de l'architecture des plantes

PHILIPPE DE REFFYE, MARC JAEGER

Jean-François Barczi, Hervé Rey, René Lecoustre, Jean Dauzat, Thierry Fourcaud, Thierry Castel, Frédéric Blaise, Véronique Letort, Brigitte Courtois, Robert Nosenzo, Pierre Dinouard, Cyril Soler, Nicolas Szafran, XingRong Fan, XiaoXue Dong, Lin Wu, Rui Qi, Baogang Hu ont contribué à ce chapitre.

L'architecture des plantes peut être étudiée sous l'angle de diverses disciplines donnant lieu à de nouvelles possibilités d'applications. Ce chapitre vise à montrer l'intérêt de l'utilisation de l'architecture et de la croissance des plantes dans des domaines variés où le végétal est concerné. Les résultats sont présentés comme une introduction aux publications citées, auxquelles il faut se référer pour plus de détails. Le premier volet concerne la représentation et la visualisation de plantes simulées par l'exploitation de maquettes 3D de plantes. Le deuxième concerne la génétique. Le dernier volet de ce chapitre couvre plus largement des applications agronomiques de l'approche GreenLab.

## Diverses utilisations des maquettes de plantes

Les besoins en visualisation sont vastes et s'expriment sur un large panel d'applications. Dans notre expérience, de plus de 20 ans, depuis l'apparition des modèles de simulation des plantes, la représentation des maquettes et la visualisation en trois dimensions (3D) des plantes, cultures et paysages ont

montré leurs intérêts, couvrant des aspects variés et souvent connexes, tels que ceux listés ci-dessous.

## Maquettes de plantes pour la botanique

Les modèles de la gamme Amap intègrent la plupart des notions qui ont été développées en architecture végétale à l'Institut de botanique de Montpellier et notamment le concept de modèle architectural du botaniste Francis Hallé. Grâce à l'outil informatique, simuler le développement d'une architecture végétale est en soi une synthèse utile et une capitalisation des connaissances acquises sur le sujet. Les aspects liés à la biomasse et à la croissance ne sont pas nécessaires : le couplage du développement et de la géométrie est suffisant pour obtenir des plantes en 3D réalistes (chapitre 3). L'arrivée de l'image de synthèse, outil exceptionnel de valorisation pour la modélisation a généré une demande pour la production informatique de maquettes de plantes. La représentation numérique permet d'extraire l'individu de son contexte et, si elle est suffisamment réaliste pour reconnaître une espèce, voire un clone, elle devient un élément d'apprentissage. Cette propriété a été utilisée à plusieurs reprises. Citons les collections virtuelles de bégonias (Lecoustre *et al.*, 1992 ; figure 17.1), étude financée par la ville de Rochefort pour des raisons de communication. On peut aussi parler de représentations des clones d'hévéa dont les simulations furent diffusées sur des plaquettes couleurs pour aider les producteurs dans la reconnaissance de leurs clones en milieu réel (Dinouard *et al.*, 1987).




**Figure 17.1.** Bégonia Sophie Cécile.

Issu de la collection de plantes de la municipalité de Rochefort. Simulation de détails anatomiques et image de synthèse dans une serre. R. Lecoustre, 1992

L'Institut du tabac (Seita) a commandé une étude sur la croissance des tabacs ornementaux pour optimiser leurs cultures. La modélisation de la croissance de cinq espèces a été effectuée par Hervé Rey, Cirad-Amap (figure 17.2, Poisson C. *et al.*, 1997).



**Figure 17.2.** Trois tabacs ornementaux, *Nicotiana excelcior*, *umbricata* et *sanderae*.

Collaboration Seita et Cirad, Hervé Rey, logiciel AmapSim.

Des études fines sur l'architecture des palmiers dattiers et du palmier à huile (El Homazy, 2000) ont été réalisées et ont porté spécifiquement sur la phyllotaxie et la morphologie des palmes Elles sont de nature géométrique (figure 17.3).



**Figure 17.3.** Étude de palmiers.

**a** : palmier dattier, Hervé Rey et René Lecoustre. Simulation et image de Sébastien Griffon (Cirad-Amap). **b** : palmier à huile. Jean Dauzat et René Lecoustre. Simulation et image : Marc Jaeger, Cirad-Amap.

Les représentations pour le spectacle et les applications multimédia pour lesquels le végétal constitue un élément de réalisme contextuel important est un canal historique important dans des travaux de simulation et de visualisation en 3D de la croissance des plantes (De Reffye *et al.*, 1988a ; Jaeger, 2012). La firme Dentsu au Japon a ainsi commandé la croissance en 3D de l'orme du Japon pour un film projeté à l'exposition universelle d'Osaka en 1990 (figure 17.4).



**Figure 17.4.** Simulation de l’orme du Japon à 100 ans. Philippe de Reffye, Daniel Barthélémy, P. Dinouard (logiciel AmapSim).

Les visualisations aident l’enseignement auprès des jeunes (et moins jeunes) avec les évolutions des structures construites par un modèle dynamique. Elles facilitent la compréhension des principes sous-jacents (Jaeger *et al*., 1991 ; De Reffye *et al.*, 2008b).

La reconstruction de flores, voire de paysages passés, est également un domaine d’application inattendu de l’usage de maquettes de plantes virtuelles. Avec le laboratoire de paléobotanique de l’université de Montpellier, des reconstructions ont été modélisées puis utilisées pour visualiser des plantes et des paysages fossiles du carbonifère (figure 17.5, Daviero *et al*., 1996, 2000).



**Figure 17.5.** Paysage fossile du carbonifère : calamites, lepidodendrons, sigillaires, etc. V. Daviero, R. Lecoustre.

Dans les années 1990, ces réalisations étaient nouvelles et originales. Elles apportaient un complément d'informations par le contenu botanique des plantes simulées, en plus de l'aspect visuel.

## Maquettes de plantes pour l'urbanisme et le paysagisme

À plus grande échelle (de la parcelle au paysage), les applications de la visualisation des éléments végétaux alimentent le dialogue et la communication avec les décideurs et le grand public sur des projets d'aménagements couvrant des aspects paysagers (Edelin *et al.*, 1989), (De Reffye *et al.*, 1987), impliquant des aspects réglementaires (Griffon, Auclair, 2009) ou encore des aspects environnementaux (Jaeger *et al.*, 2010).

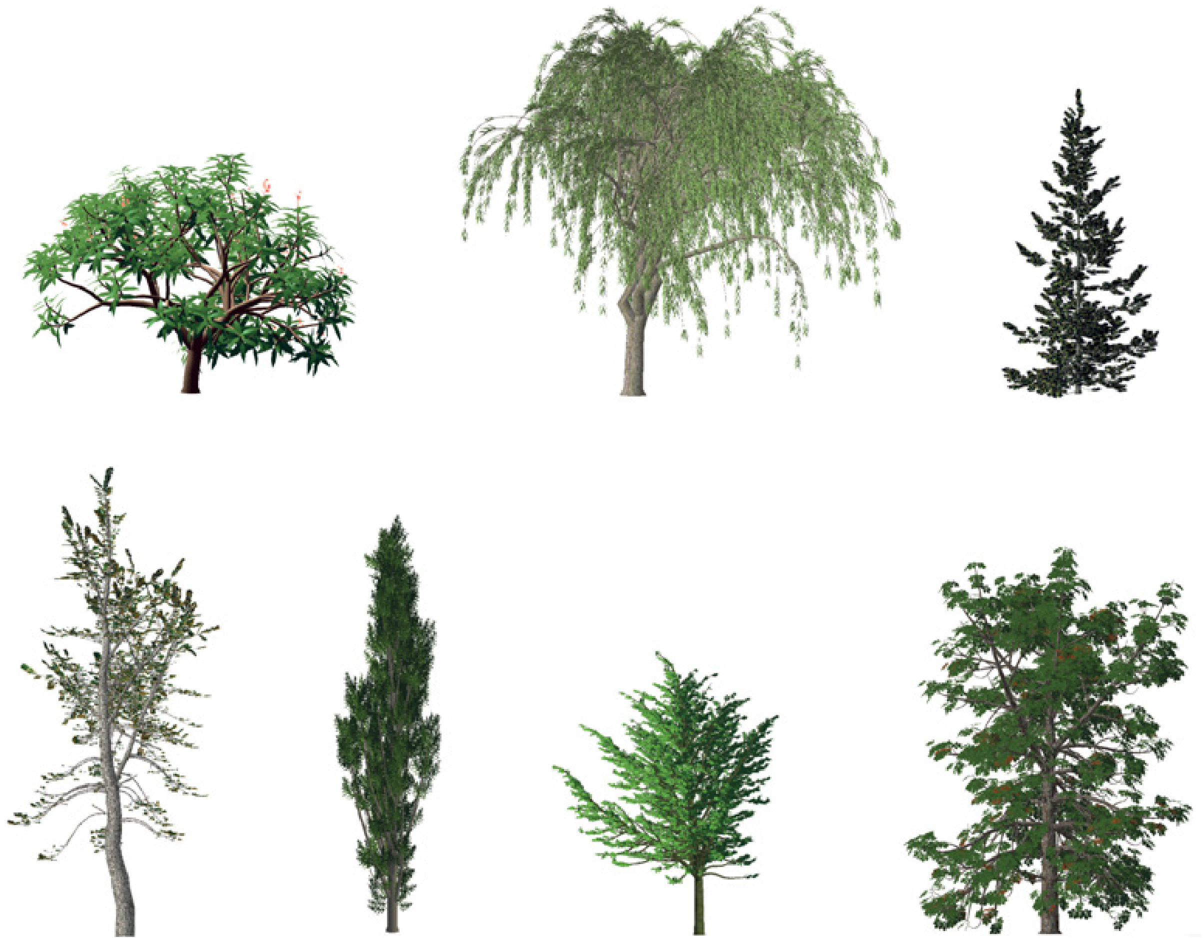


**Figure 17.6.** Arbres extraits de la librairie d'arbres de Bionatics.

De gauche à droite : frangipanier, saule pleureur, sapin, orme, cyprès, hêtre, marronnier.

L'arrivée des logiciels d'architecture (Autocad) et d'image de synthèse (TDI, Softimage, Alias, 3D studio, etc) a permis de visualiser de façon réaliste les bâtiments ou les ouvrages d'art. Une demande pour une collection de végétaux 3D est apparue pour simuler des projets d'urbanisme et de paysagisme où le végétal est à sa bonne place pour côtoyer le bâti.

Cette demande a été satisfaite par plusieurs logiciels comme Onyxtree (Bosanac, Znchi, 2005, http://www.onyxtree.com), Xfrog (http://xfrog.com), qui fournissent une base de données de végétaux tridimensionnelle (construit selon des *pattern*, voir chapitre 15). Ces logiciels ne visent que le réalisme et intègrent peu de connaissances architecturales. À l'opposé, à partir des travaux d'Amap, une base de données a été développée (figure 17.6) en s'appuyant sur ses connaissances botaniques sur plus de 600 plantes des cinq continents. Cette base de

données a été intégrée dans des suites logicielles d'images de synthèse citées plus ci-dessous et distribuée auprès de nombreux utilisateurs par la société Bionatics SA (http://www.bionatics.com). Cet éditeur et distributeur de logiciel propose des outils de génération de plantes (Easynat et Realnat) pour le multimédia et les simulateurs de vol et utilise des collections de plantes dans son logiciel de conception de paysage Landsim3D. Ce dernier est utilisé par de nombreuses villes, des collectivités, des compagnies, des cabinets d'architectes, pour réaliser des projets d'aménagement urbains ou paysagés, sur des petites ou des grandes échelles (figure 17.7).




**Figure 17.7.** Image de synthèse d'un paysage (Bionatics).

## Maquettes de plantes pour la télédétection et les transferts radiatifs

Le but ici n'est plus de visualiser des plantes, mais de calculer l'interception de la lumière par le couvert végétal pour accéder à la photosynthèse ou la biomasse d'un peuplement végétal.

### Utilisation des maquettes en télédétection

Ces travaux ont été conduits par Thierry Castel à Amap (Castel *et al.*, 2001). Les satellites capturent des images de l'occupation du sol par le végétal qu'il faut savoir interpréter en termes de production végétale. C'est

l'enjeu de la télédétection. Des maquettes 3D de plantes calibrées sur des espèces cultivées sont utilisées pour analyser des images et estimer l'état d'une plantation ainsi que sa biomasse.

La croissance du pin noir d'Autriche a été modélisée et simulée par le logiciel AmapSim pour obtenir des maquettes informatiques dont l'architecture est la plus fidèle possible à la réalité. La hauteur du tronc, son profil en diamètre, la taille du houppier, la longueur et l'inclinaison des branches sont des caractéristiques dendrométriques qui permettent de connaître le stade de développement et la production de bois. Le laboratoire Cesbio de Toulouse a produit un logiciel qui simule les échos radar d'objets géométriques virtuels. Les maquettes de pin adaptées au format adéquat (via un module informatique, AmapSar, développé par J.-F Barczi) permettent au logiciel du Cesbio de reconnaître l'écho radar des maquettes simulées des arbres (figure 17.8a). L'application sur des images radar de plantations de pins noirs en Lozère a permis d'estimer correctement le développement des arbres et la biomasse ligneuse produite dans des parcelles d'âges différents. Celles-ci peuvent être visualisées en place dans un système d'information géographique (SIG). Réciproquement, les données SIG peuvent être exploitées pour représenter des paysages et des itinéraires culturaux. Les premières applications en télédétection concernent l'exploitation de données SIG de foresterie avec la visualisation de grandes scènes végétale et diverses stratégies de reboisement. Ces études ont été produites dans le cadre d'une collaboration avec l'université de Tokyo en 1993 (Saito, 1993 ; figure 17.8b).

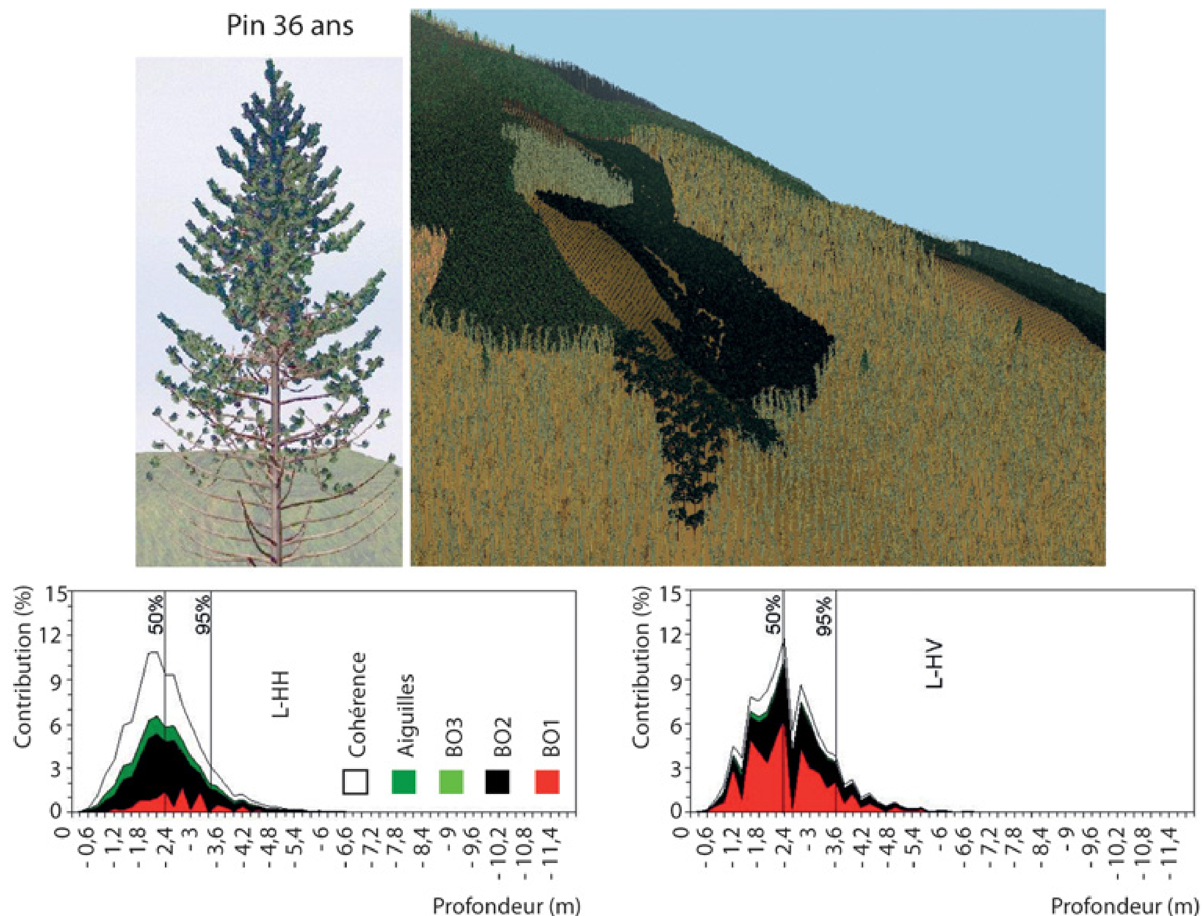



**Figure 17.8.** Emploi de plantes simulées dans des applications de télédétection.

**a** : maquette de pin noir à 36 ans (modélisée par Y. Caraglio, Cirad Amap) permettant de simuler un écho radar et de calibrer (à droite) le signal reçu avec les caractéristiques dendrométriques de l'arbre (logiciels AmapSar et AmapSim, J.-F Barczi, Cirad-Amap). **b** : la forêt de Chichibu, le premier paysage entier généré à partir de plantes virtuelles et d'un SIG (Saito, 1993), collaboration Université de Tokyo-Cirad, 1993.

À partir des images satellites, il est possible d'estimer le LAI (indice de surface foliaire) du couvert végétal d'une grande culture. Si la croissance et l'architecture de la plante de cette dernière ont été modélisées, le LAI simulé est lié au stade de développement de la plantation et donc à la biomasse produite ainsi que sa répartition dans les différents compartiments végétaux (feuilles, tiges, fruits). L'évolution du LAI en fonction du temps thermique (ou en nombre de cycles) est en général stable d'une année sur l'autre. Le LAI estimé à partir de l'image satellite permet donc de restituer l'état du développement et de la croissance de la plantation. Le principe de

la méthode (figure 17.9) a été présenté avec comme plante modèle le maïs dans (Kang *et al*., 2012).

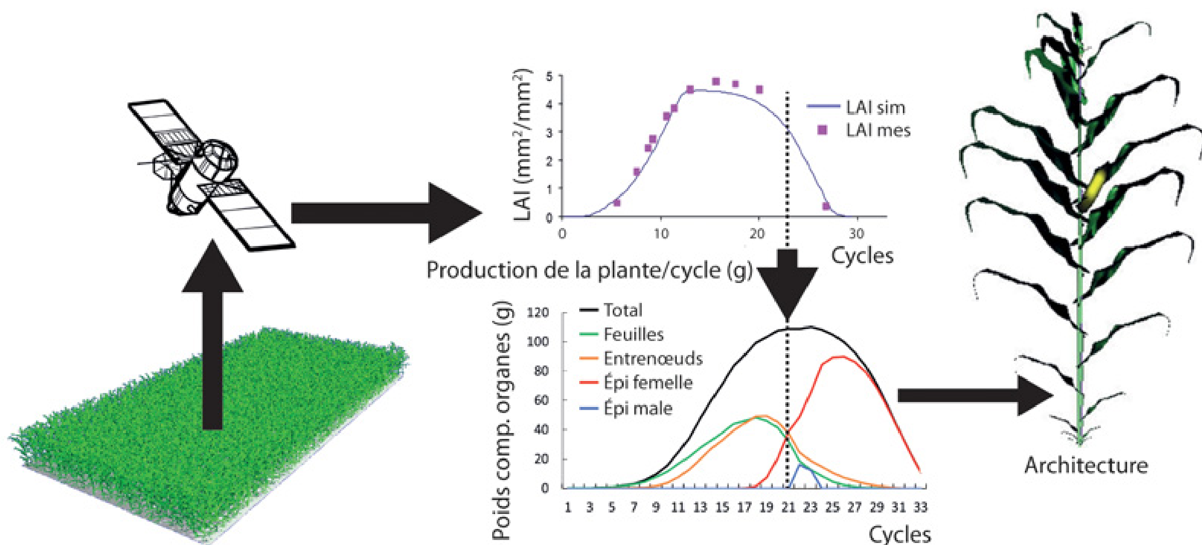



**Figure 17.9.** Calcul de la production d'un champ de maïs, à partir d'images satellites qui estiment le LAI.

On en déduit l'état de développement et de croissance de la plante individuelle et par extension celui du peuplement par l'intermédiaire de la densité de plantation.

## Utilisation des maquettes pour calculer l'interception de la lumière

La photosynthèse d'un couvert végétal est directement proportionnelle à la lumière interceptée par le feuillage. À l'échelle de la parcelle, la loi de Beer-Lambert (chapitre 5) est en général bien adaptée. À l'échelle des détails dans la plante, des algorithmes informatiques qui calculent l'interception de la lumière par des maquettes sont nécessaires. Les maquettes sont supposées calibrées sur la réalité, ce qui suppose que la distribution spatiale, l'orientation et la dimension des feuilles soient fidèlement reproduites. De plus, les propriétés optiques de la feuille (transparence, réflexion lambertienne) doivent être connues. Ceci étant supposé acquis, différents algorithmes ont été utilisés autour des maquettes 3D.

### Lancer de rayons

Jean Dauzat (Cirad-Amap) a développé le logiciel Archimède qui calcule la lumière interceptée par le couvert d'une plantation simulée avec des maquettes 3D de plantes modélisées telles les cocotiers, cotonniers, tournesol, etc. (Dauzat, 2008) et simulées par le logiciel AmapSim. Une approche algorithmique, la technique du lancer de rayons, est utilisée. Ceux-ci interceptent les polygones dont les feuilles sont constituées (figure 17.10a). Le but est d'optimiser la densité de plantation en fonction du rayonnement solaire. Dans ces plantations virtuelles, les plantes sont des objets statiques qui ne fonctionnent pas (Miallet *et al.*, 2001). Ce type de plantation peut être simulé à tous les stades de développement. Une cartographie de la lumière cumulée au sol est effectuée (figure 17.10b). Elle tient compte de la course journalière du soleil et des saisons pour optimiser la densité de plantation, y compris pour le cas de cultures intercalaires.

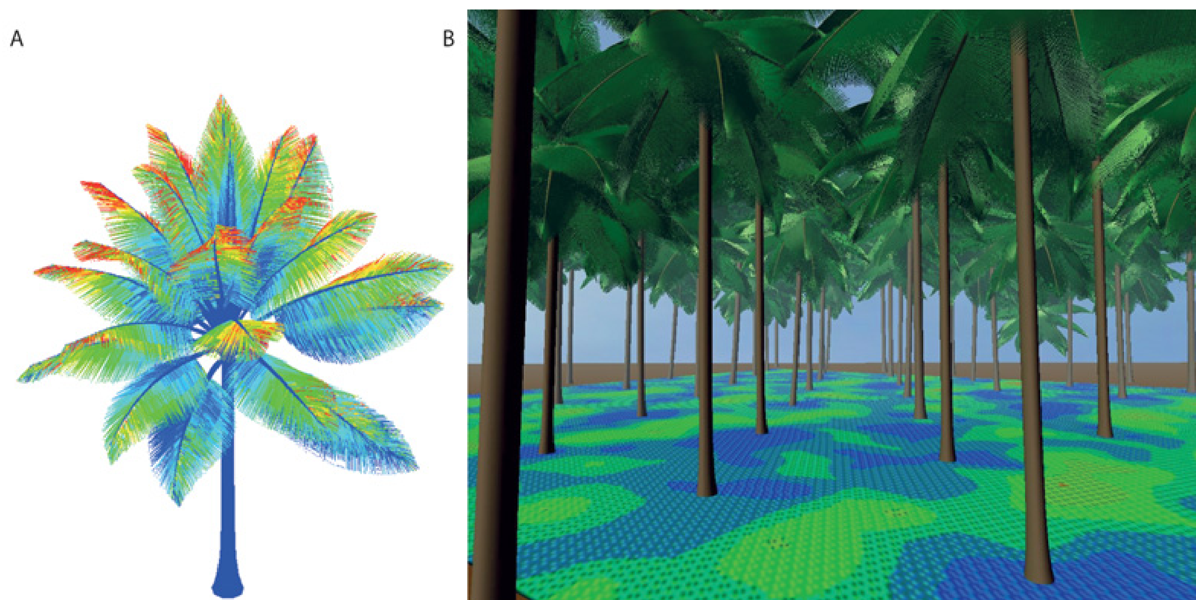



**Figure 17.10.** Maquettes 3D de plantes et calcul de l'interception lumineuse.

**a** : maquette 3D de cocotier avec calcul de la lumière interceptée (lancer de rayon) par les palmes. **b** : cartographie de la lumière cumulée au sol dans une cocoteraie, après 6 mois de révolution du soleil. L'intensité décroît du rouge au bleu.

### Radiosité

Ce travail a été conduit par Cyril Soler et François Sillion à l'Inria, Rhônes-Alpes. La radiosité est une autre technique, au formalisme et implémentation plus complexes que pour le lancer de rayon, basée sur la

réflexion multi-directionnelle de la lumière dans une scène virtuelle composée de polygones. Cette technique permet un rendu réaliste de l'éclairage, avec une bonne approximation de l'énergie lumineuse reçue sur les surfaces présentes dans la scène. Appliquée aux plantes, le calcul de la radiosité fournit à chaque feuille son éclairage propre. On peut ainsi estimer le transfert radiatif dans un champ de maïs (Chelle *et al*., 1998). La lumière interceptée par le feuillage d'une maquette, associée à la notion d'efficience de la lumière pour la photosynthèse, permet de calculer la production de biomasse et sa répartition dans la plante. Une boucle de rétroaction croissance-interception de la lumière est ainsi constituée. Le logiciel de radiosité PlantRad développé à l'Inria de Grenoble (Soler *et al*., 2003) a permis de faire pousser et de visualiser des parcelles de plantes virtuelles simulées par le logiciel AmapHydro. La lumière joue un double rôle qui éclaire pour visualiser la scène végétale et fournit l'énergie capturée par les feuilles pour assurer la croissance du peuplement (figure 17.11). Le même principe a été appliqué sur des tomates modélisées et simulées par le logiciel AmapSim (Dong *et al*., 2007), couplé avec le modèle GreenLab.

Si le principe est séduisant, car on simule en détail le fonctionnement du peuplement, les temps afférant au calcul de l'interception de la lumière sur des ensembles de maquettes détaillées sont trop importants pour que ces méthodes soient utilisables en pratique. Ce logiciel a été adapté pour des grandes surfaces cultivées au sein desquelles les plantes ne sont plus individualisées : le peuplement végétal est alors décrit comme un milieu turbide.



**Figure 17.11.** Plantation de 233 peupliers et acacias simulés par AmapHydro et poussant grâce à la lumière diffusée par le logiciel de radiosité PlantRad.

### Lancer de photons

Cette technique, variante du lancer de rayon, simule des lancers de photons qui peuvent réfléchir ou traverser les polygones de la scène virtuelle qui les interceptent. Comme pour la radiosité, l'interaction de la lumière avec le feuillage est détaillée au niveau de chaque feuille. Cela permet de simuler divers phénomènes, comme le phototropisme, l'avortement des méristèmes trop ombragés et donc de provoquer de fortes asymétries dans le développement de la plante (figure 17.12). Une comparaison des performances du lancer de photons avec la méthode de la surface de production du modèle GreenLab a été établie dans le cas de plantations équiennes à densité homogène. Le développement et la croissance des arbres sont similaires, mais les temps de calculs sont bien plus longs avec le

lancer de photons. En revanche, cette dernière méthode reste valide si la plantation n'est ni homogène, ni équienne (Wang *et al.*, 2012).



**Figure 17.12.** Croissance de deux arbres adjacents poussant grâce à un lancer de photons et simulés par le logiciel QingYuan.

Le fonctionnement des méristèmes est dépendant de l'environnement local lumineux. Le développement devient asymétrique.

## Maquettes d'arbres pour la qualité du bois

La croissance secondaire engendre chez les arbres des cernes qui s'empilent chaque année dans les troncs et les branches (chapitre 8 et chapitre 12). Le tranchage ou le déroulage des troncs les font apparaître sous forme de veines avec les nœuds qui proviennent des débuts de branches restés sur l'arbre et recouverts par les accroissements annuels en diamètre. Les logiciels AmapHydro et Gloups simulent la construction des cernes à partir de la répartition de la biomasse le long des axes ligneux. La croissance secondaire a une double influence, à la fois sur les propriétés mécaniques et la qualité du bois. D'une part, il existe des contraintes mécaniques qui se libèrent après tranchage et qui risquent de déformer les planches et d'autre part, l'aspect visuel de celles-ci dépend grandement des conditions dans lesquelles s'est effectuée la croissance de l'arbre.

### Équilibre mécanique de l'arbre sur pied

Cette étude a été conduite par Thierry Fourcaud à l'Inra-LRBB. Lorsque l'arbre croît, son architecture est soumise aux forces de gravité qui le font

plier. Pour pouvoir maintenir son équilibre, il se forme dans les cernes du bois de réaction, plus dense et plus dur, dont l'aspect diffère du bois ordinaire et qui permet de redresser les axes. Les contraintes mécaniques sont ainsi équilibrées tout au long de la croissance grâce au bois de réaction : bois de tension chez les feuillus (qui sont alors comme haubanés) et bois de compression chez les gymnospermes (qui sont alors comme étayés). Thierry Fourcaud (Fourcaud, 1995 ; Fourcaud *et al.*, 2003) a développé un module externe (AmapMeca) qui modélise la formation du bois de réaction en fonction des contraintes de gravité, et son action sur le redressement des axes. La simulation de la croissance produit des maquettes sur lesquelles l'action de la pesanteur est visible extérieurement. Elles contiennent aussi, intérieurement dans les axes, les cernes avec la localisation du bois de réaction (figure 17.13).

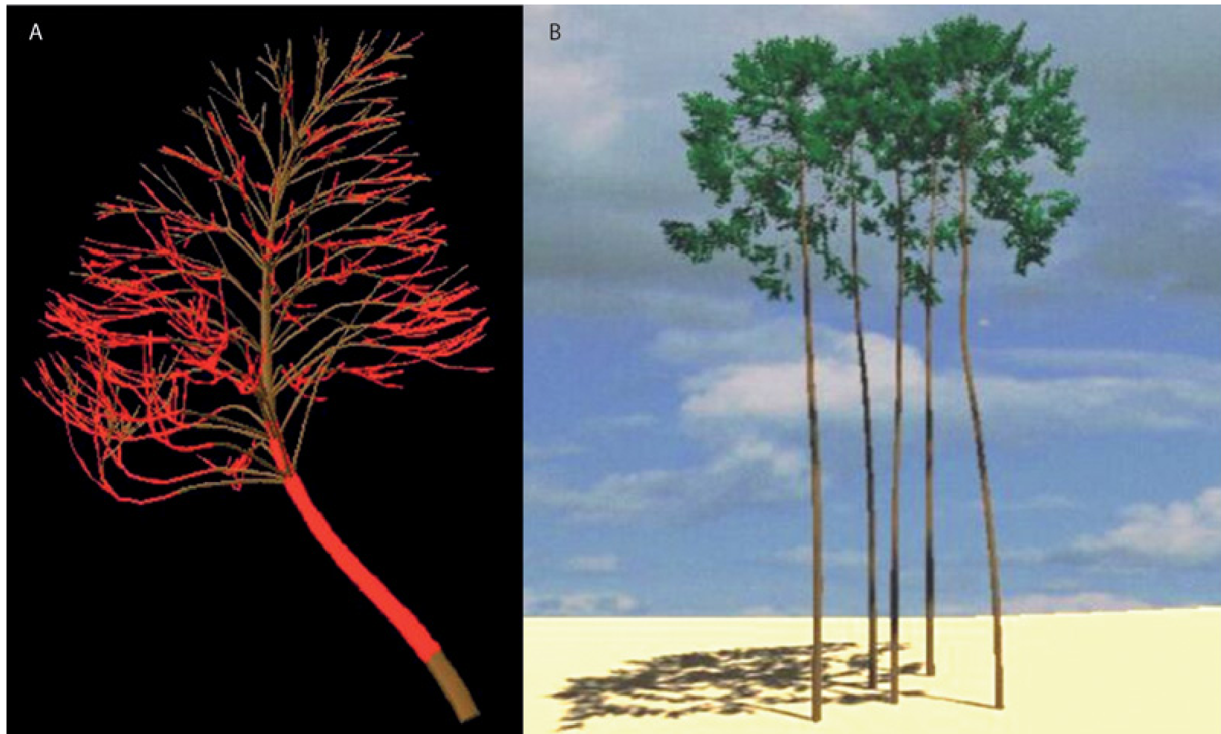



**Figure 17.13.** Équilibre mécanique d'une plante en croissance.

**a** : localisation du bois de tension dans un arbre en croissance. **b** : bosquet de pins dont les troncs sont déformés par les réactions dues aux contraintes mécaniques engendrées pendant la croissance.

## Tranchage et déroulage des arbres computationnels

La modélisation de la croissance secondaire avec la description des cernes et des nœuds, qui complète la croissance primaire des axes ligneux formant l'architecture de l'arbre, fournit des maquettes informatiques sur lesquelles on peut simuler le tranchage des troncs qui donne des planches, ou le déroulage qui donne des plaquages. Le logiciel AmapHydro fournit ainsi des troncs virtuels tirés de plantations simulées. Des algorithmes géométriques permettent de visualiser l'aspect des planches avec leurs cernes et leurs nœuds extraits par tranchage, ou celui des plaquages extraits par déroulage.

Pour le tranchage, on positionne la planche virtuelle à l'intérieur du tronc. Sur la figure 17.14a, on simule un arbre dont on extrait le tronc avec ses empilements de cernes (figure 17.14b). On distingue le bois juvénile (en foncé) qui contient encore les traces des insertions de branches formant les nœuds, du bois adulte (en clair) qui n'en contient plus (l'élagage des branches les supprime).

Des opérateurs géométriques permettent de découper une planche et de visualiser les cernes et les nœuds dus à l'insertion des branches sur le tronc sur n'importe quelle partie du tronc où la planche peut être positionnée selon ses dimensions. Un logiciel de sciage a été développé au laboratoire de modélisation et de calcul et à l'unité de formation et de recherche IM²AG de l'Université Joseph Fourier de Grenoble, par Nicolas Szafran (Szafran *et al.*, 2003). On visualise dans la figure 17.14c un exemple de planche extraite de l'arbre simulé. Une étude similaire avec un autre formalisme a été réalisée par Guimberteau (2004).

Pour le déroulage, le tronc est centré virtuellement sur un axe en rotation. Une scie le coupe selon une spirale d'Archimède et génère des lames de bois qui serve à faire des placages. Selon l'épaisseur de la lame, les dessins obtenus varient. Frédéric Blaise a développé un module informatique de déroulage pour générer des placages à partir de troncs virtuels (figure 17.15). Planches et placages permettent à leur tour par assemblage de fabriquer des meubles virtuels.

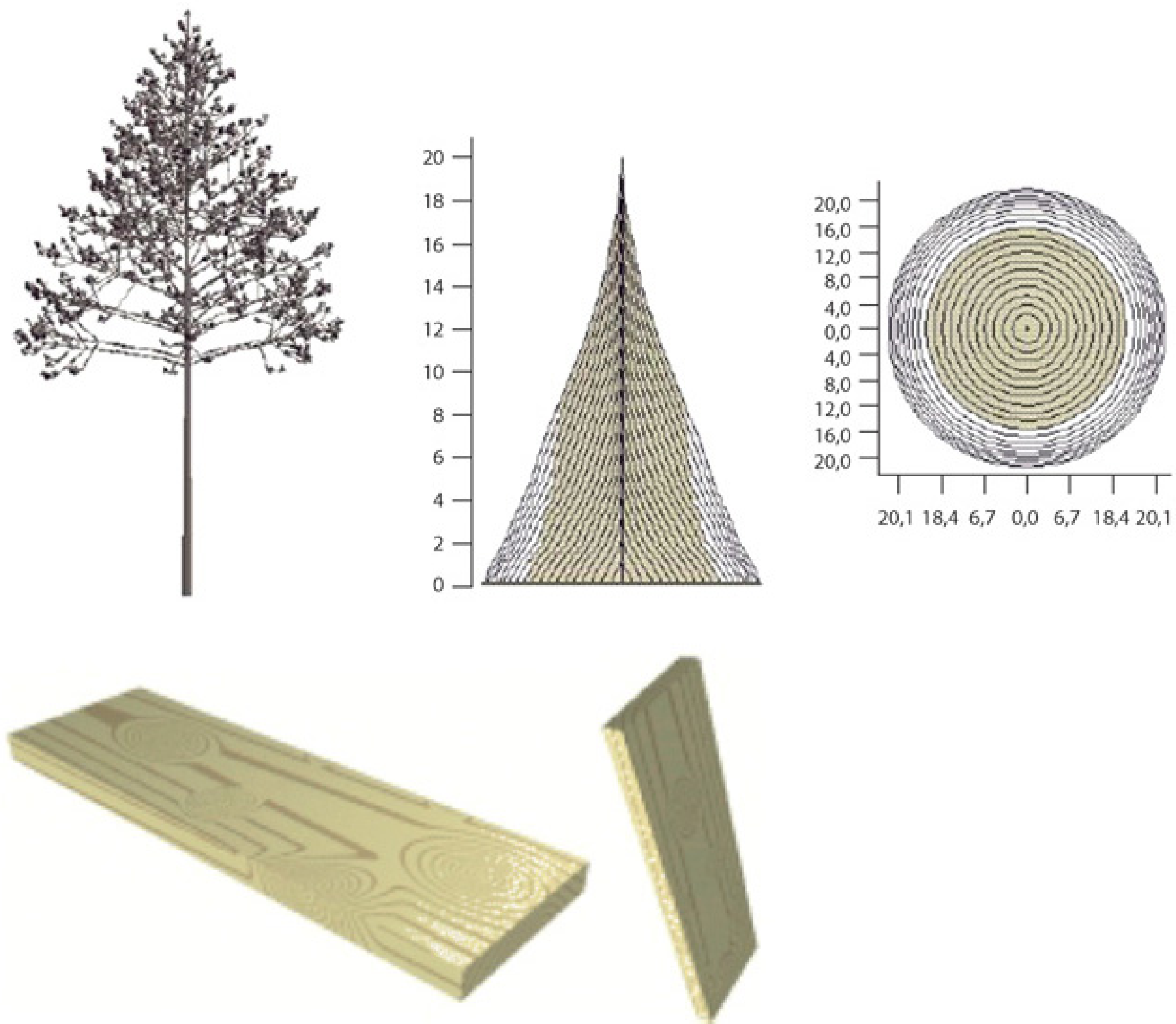



**Figure 17.14.** Exemple d'application de plantes simulées 3D en qualité du bois.

**a** : architecture d'un arbre simule par le logiciel AmapHydro (Frédéric Blaise, Cirad-Amap). **b** : Description interne du tronc avec les cernes en coupes longitudinale et radiale. On distingue le bois juvénile et le bois adulte. **c** : Extraction de planches virtuelles issues du tronc simulé (Nicolas Szafran, IM²AG).

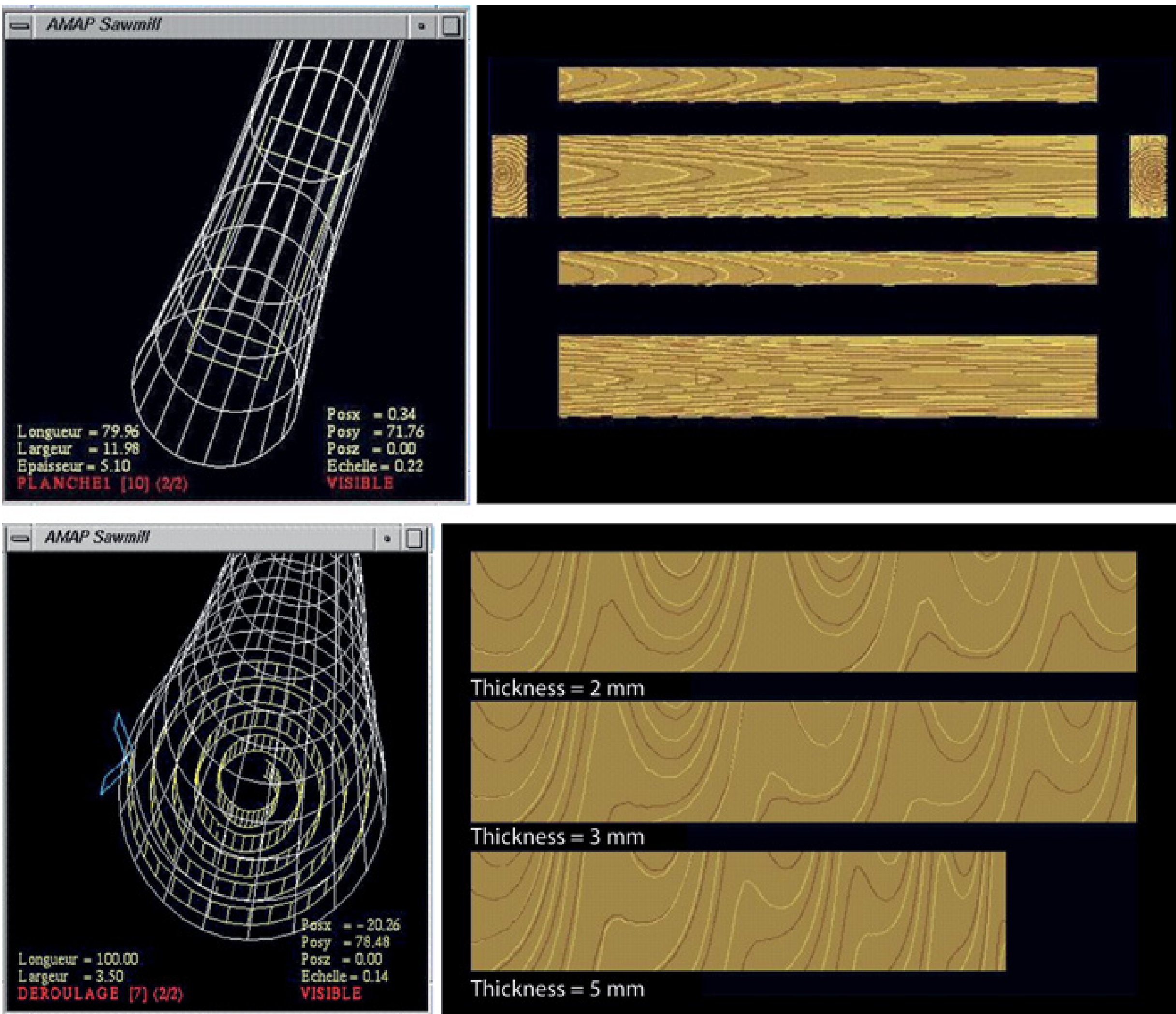



**Figure 17.15.** Tranchage et déroulage virtuels.

**a** : tranchage virtuel de planches positionnées à l'intérieur du tronc. **b** : déroulage virtuel d'un tronc. (Frédéric Blaise, Cirad-Amap).

## Génétique et modèle structure-fonction

Cette étude a été conduite par Véronique Letort et Brigitte Courtois. Les caractères identifiables sur un phénotype sont depuis longtemps l'objet de processus de sélection, d'abord naturelle puis guidée par l'homme. Leur héritabilité est étudiée depuis les premiers travaux de Mendel qui ont posé les bases théoriques de la génétique. Ces caractères peuvent être qualitatifs (couleur de la fleur) ou quantitatifs (hauteur de la plante). Dans ce dernier cas, le problème est plus complexe car ces caractères résultent d'un

fonctionnement au lieu d'être fixés uniquement par les allèles présents à certains gènes. Par exemple, la hauteur d'une tige dépend du nombre de phytomères et de la longueur des entrenœuds. Le nombre de phytomères dépend à son tour de l'activité du méristème apical qui est du domaine du développement et la longueur de l'entrenœud dépend des allométries et des relations sources-puits qui sont du domaine de la croissance. Ainsi, les caractères phénotypiques couramment utilisés en sélection, comme la hauteur de la plante, la surface de la feuille sous l'épi, etc. ne peuvent pas raisonnablement être reliés directement à un gène dominant et sont sûrement le résultat de l'action de plusieurs gènes qui interviennent dans le fonctionnement de la plante, et dont l'expression est conditionnée par l'action de l'environnement.

Au contraire, les paramètres sources-puits d'un modèle structure-fonction comme GreenLab ont plus de chance d'être reliés à l'action d'un petit nombre de gènes particuliers car ils sont à l'origine du fonctionnement et non son résultat.

Grâce à la génétique quantitative et aux méthodes de sélection assistée par marqueurs, à partir des caractères phénotypiques mesurés sur une plante et sa descendance, on peut localiser dans sa carte chromosomique les zones qui ont un effet sur l'expression de ces caractères. Elles ont été dénommées QTL (*quantitative trait locus*). Des logiciels comme QTL cartographer (Basten *et al.*, 2005) donnent les positions les plus probables des QTL signifiants sur la carte chromosomique.

Pour étudier l'intérêt d'utiliser des modèles de croissance dans ces méthodes de sélection assistée par marqueurs, la simulation constitue une étude prospective riche d'enseignement, avant de faire des expérimentations sur des grandes cultures. On simule ici la procédure d'identification de QTL pour illustrer les résultats à attendre lorsque les traits considérés sont les paramètres d'un modèle plutôt que les traits phénotypiques classiques (Letort *et al.*, 2008). On suppose que les paramètres du modèle GreenLab sont déterminés par des combinaisons linéaires de gènes qui possèdent plusieurs allèles représentés par des valeurs réelles variant autour de la valeur nominale 1. Pour simplifier, on suppose que les marqueurs sont identifiés aux QTL directement (et même au gène). On définit un chromosome « théorique » comme un vecteur dont chaque composante représente un gène : les différentes valeurs prises par une composante

donnée modélisent les différents allèles du gène correspondant. Un individu sera défini par une paire (I1, I2) de ces vecteurs-chromosomes (pour une variété diploïde) desquels on dérive un chromosome fonctionnel virtuel I3 par des règles de dominance et d'additivité. Un même gène peut contribuer aux valeurs de plusieurs paramètres du modèle (gène pléiotrope) ; de même, plusieurs gènes peuvent se combiner linéairement pour fixer les valeurs d'un paramètre. Une formulation matricielle permet de simuler l'action des gènes sur les valeurs des paramètres, celle-ci étant supposée linéaire. Les paramètres, à leur tour, permettent au modèle GreenLab de construire le phénotype qui en dérive et sur lequel les caractères s'expriment (par exemple, le poids d'un organe).

À partir de deux parents définis par leurs chromosomes respectifs, on simule alors une descendance en autofécondation avec une ségrégation mendélienne comprenant le *crossing-over*. D'où deux résultats attendus :

– peut-on retrouver la carte chromosomique des QTL à partir des caractères exprimés sur les phénotypes de la descendance ?

– quelle combinaison des allèles donne le meilleur phénotype pour le caractère considéré et combien de générations sont-elles nécessaires pour l'obtenir ?

L'expérimentation est menée ici sur une plante modèle de type graminée sans tallage. Les paramètres du modèle sont produits à partir des deux brins I1 et I2 d'un chromosome selon le système matriciel affiché en figure 17.16. Ces paramètres sont alors injectés dans le modèle GreenLab qui fait pousser la plante dans son environnement (supposé stable ici). Les caractères phénotypiques produits (séries organiques, hauteur, surface foliaire de la plante,…) sont le résultat de l'interaction du génotype avec l'environnement. La méthode inverse permet de retrouver les valeurs des paramètres qui correspondent à chaque phénotype simulé à partir d'une combinaison de gènes.

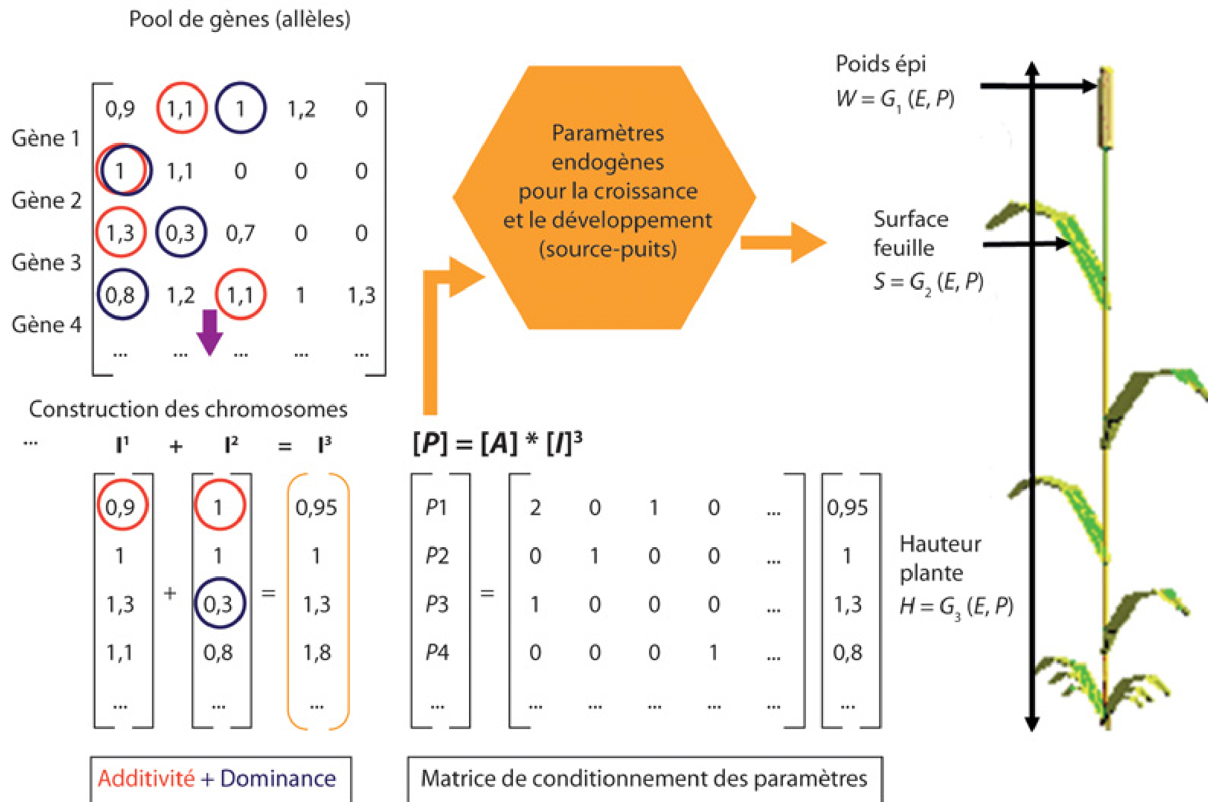



**Figure 17.16.** Génétique et modèle structure-fonction.

À partir d'un pool de gènes on construit un chromosome. Dans la matrice [*I*] du pool de gènes, les deux brins *I1* et *I2* définissent un brin exprimé *I3* calculé en fonction des règles d'additivité et de dominance choisies. Les paramètres du modèle GreenLab sont des fonctions linéaires des valeurs associées aux gènes. Une matrice [*A*] définit la contribution de chaque gène à l'expression du paramètre. L'ensemble [*P*] des paramètres est injecté dans GreenLab pour faire pousser le modèle dans son environnement physique *E*. La croissance et l'architecture de la plante sont alors simulées et les caractères phénotypiques (*W, S, H,…*) qui sont des sorties du modèle, calculés.

Pour simplifier, la matrice [*A*] est supposée diagonale (un gène-un caractère) et on définit les valeurs des paramètres du modèle GreenLab à partir d'études sur le blé.

Tableau des paramètres de la graminée simulée

| **Paramètres endogènes de GreenLab** | **Valeurs** |
|---|---|
| Épaisseur de la feuille $\varepsilon$ | 0,025 |
| Efficience climatique $r$ | 30 000 |
| Puits de la feuille | 1 |
| Puits de la gaine | 1 |

| | |
|---|---|
| Nombre d’entrenœuds courts | 6 |
| Allométrie des entrenœuds longs | 200 |
| Allométrie des entrenœuds courts | 1 |
| Puits entrenœuds | 1 |
| Nombre de phytomères de la tige | 10 |
| Puits de l’épi | 0 - 230 |
| Graine | 0,05 |

Ces paramètres correspondent à ceux de la matrice diagonale [*A*]. On intercale entre deux gènes trois marqueurs non codant, fabriquant ainsi un chromosome avec 57 gènes. La distance entre deux marqueurs est fixée à 10 centi-morgans. Tous les gènes suivent la règle de dominance/récessivité. Dans la matrice [*I*], il y a deux allèles dont les valeurs fixées et multipliées par le paramètre homologue de la matrice [*A*] donnent la valeur du gène. On sélectionne deux parents homozygotes dont les valeurs des allèles sont définies. Ces parents sont croisés et fournissent la première génération, notée *F1*. On agit sur des populations de 500 individus. On simule alors des autofécondations jusqu’à la sixième génération *F6* ce qui donne des individus quasiment homozygotes. Les paramètres du modèle GreenLab de chaque phénotype obtenu sont estimés par méthode inverse et fournissent une base de données. Celle-ci est analysée par le logiciel QTL Cartographer pour localiser sur le chromosome l’emplacement des gènes marqueurs qui ont une influence sur des caractères exogènes comme le poids de l’épi de blé ou la hauteur totale de la plante.

Cette expérience virtuelle a montré que l’on retrouve facilement la carte chromosomique des QTL (figure 17.17) à l’aide d’outils logiciels statistiques (comme QTL Cartographer) en se basant sur les valeurs numériques des paramètres associés aux phénotypes obtenus par ségrégation. En revanche, en se basant sur les valeurs numériques des caractères phénotypiques (surface foliaire, hauteur), on ne peut identifier que des QTL majeurs comme ceux associés à l’efficience climatique 1/*r* de GreenLab.

Si, *a fortiori,* on essaie de voir directement les QTL qui contrôlent les caractères phénotypiques comme la hauteur d’une plante, le poids de l’épi, les chances de tomber sur une relation caractère-un gène sont plus faibles que dans le cas d’une relation un paramètre-un gène.

Une fois les valeurs des gènes qui contribuent à l'identification des paramètres connues avec le domaine de leur variation allélique, ainsi que la matrice [*A*] qui donne les contributions de chaque QTL, il est possible de déterminer, par un algorithme génétique, la (ou les) meilleure(s) combinaison(s) optimisant le poids de l'épi.

En simulant des générations de croisements et en sélectionnant un caractère comme le poids de l'épi, on observe le progrès obtenu par la sélection au cours des générations successives (figure 17.18). En définitive, l'expérience *in silico* est concluante.

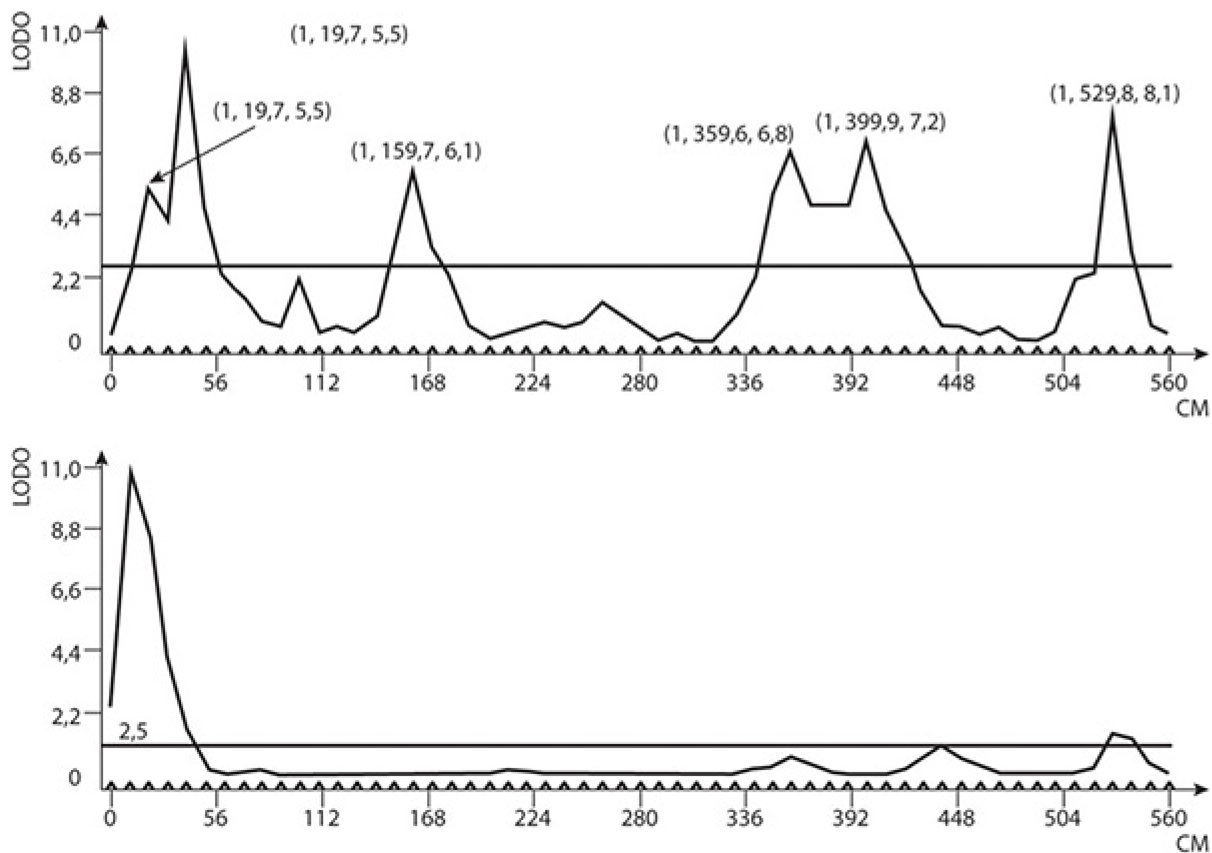



**Figure 17.17.** Carte chromosomique des QTL avec des outils logiciels statistiques.

**a** : avec une matrice *A* diagonale, chaque gène correspond à un paramètre. Le logiciel QTL-cartographer détecte les emplacements des marqueurs qui contribuent significativement au poids de l'épi. Les pics détectés correspondent aux gènes qui donnent l'efficience climatique, le nombre d'entrenœuds courts, le nombre de phytomères de la tige, le puits de l'épi, et l'épaisseur de la feuille. **b** : la matrice [*A*] n'est plus diagonale. Les paramètres de GreenLab dépendent de plusieurs gènes, qui peuvent contribuer à plusieurs paramètres. Seuls les marqueurs correspondant à l'efficience climatique et l'épaisseur de la feuille sont détectés.

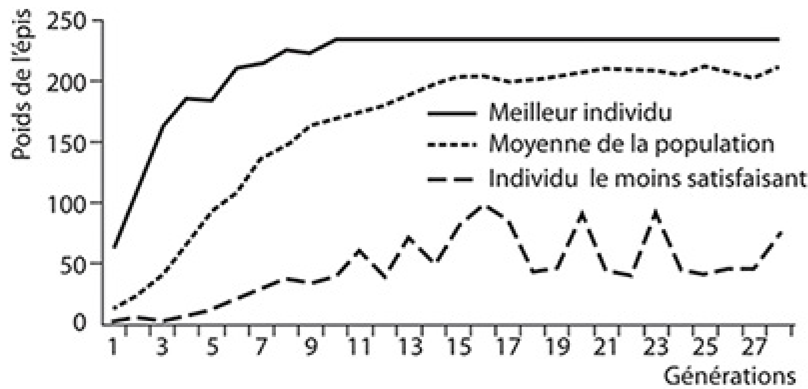



**Figure 17.18.** Amélioration du poids de l'épi au cours des générations successives.

Une sélection génétique basée sur les paramètres cachés du modèle, estimés par méthode inverse, pourrait fournir de nouveaux QTL d'intérêt, potentiellement plus stables sous différents environnements que ceux obtenus à partir des traits phénotypiques directement. Cette approche ouvre des perspectives nouvelles en amélioration des plantes.

## ⏵⏵ Optimisation et modèle structure-fonction

Les paramètres du développement et de la croissance des plantes sont les composantes de la production de la biomasse et de sa répartition dans la plante, autrement dit du rendement. Dans le paragraphe précédent une première optimisation se dégage par les meilleures combinaisons alléliques de gènes possibles compte tenu de la variabilité génétique. Mais il existe d'autres formes d'optimisation liées à l'itinéraire cultural, comme l'irrigation, la stratégie de taille, etc. En général, il faut définir un objectif, sous la forme d'une fonction qui dépend des paramètres du système. Ceux-ci ont un domaine de variation individuel.

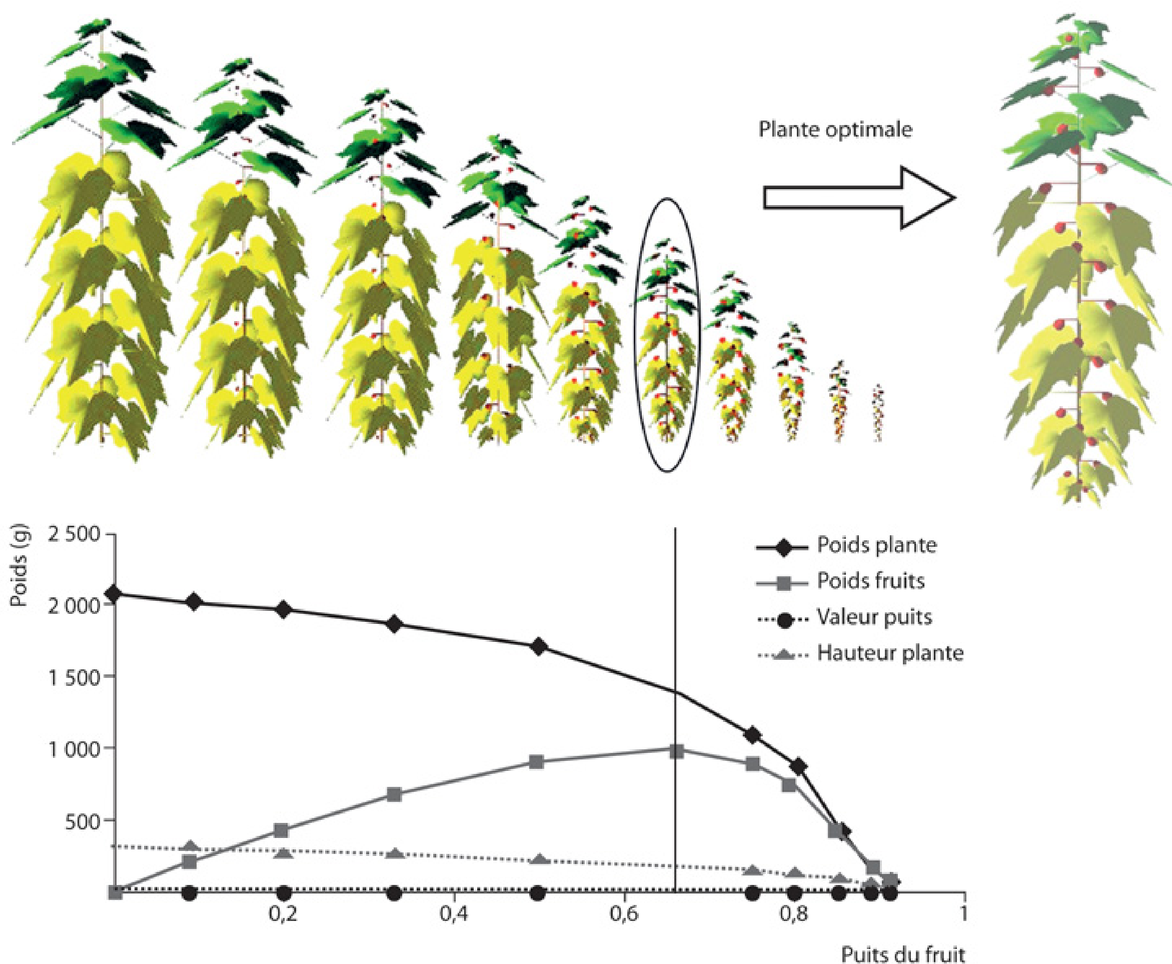



**Figure 17.19.** Détermination du puits du fruit qui donne la plante avec la meilleure récolte (d'après R. Nosenzo).

Pour une même densité, le maximum possible de biomasse produite par la plante est en absence de fruit. En présence de fruits, l'augmentation du puit du fruit va réduire la biomasse totale. Il existe un optimum qui assure le meilleur indice de récolte. Au-delà, la production de fruits va diminuer parallèlement à la biomasse totale, jusqu'à ce que la plante ne pousse plus.

Des outils mathématiques comme la méthode des moindres carrés ou celle de l'optimisation par essaim particulaire (OEP ou PSO *Particle Swarm Optimisation*) permettent de calculer les valeurs des paramètres prises quand l'optimum la fonction est atteint.

Un exemple de l'optimisation des relations entre les paramètres sources-puits est fourni par la recherche de la valeur du puits du fruit qui donne la meilleure production. Par rétroaction, l'augmentation du puits du fruit fait décroître la surface foliaire et peut aller jusqu'à anéantir la croissance de la

plante. En supposant une variabilité allélique suffisante, il est possible de déterminer mathématiquement en dérivant le modèle, l'optimum du puits qui donne la meilleure production, toutes choses étant égales par ailleurs (Nosenzo *et al*., 2001). On prend, à titre d'exemple, une plante computationnelle monocaule à floraison latérale (figure 17.19).

## Optimisation des paramètres du développement et de la croissance

Selon le type de plante et de récolte, les caractéristiques du développement de la plante jouent dans l'optimisation du rendement.

Ainsi, pour la betterave, l'objectif est d'avoir la plus grosse racine pivot possible en optimisant les relations sources-puits. La méthode montre qu'il faut que la valeur du puits du pivot soit la plus grande possible et qu'elle fournisse la forme de la variation des fonctions puits des feuilles et du pivot (figure 17.20). On observe ainsi que l'apparition du puits du pivot racinaire est très décalée pour éviter que la croissance de la plante ne soit pas annihilée (si toute la biomasse produite est réquisitionnée par le pivot, la contribution aux feuilles s'amenuise et la production diminue).

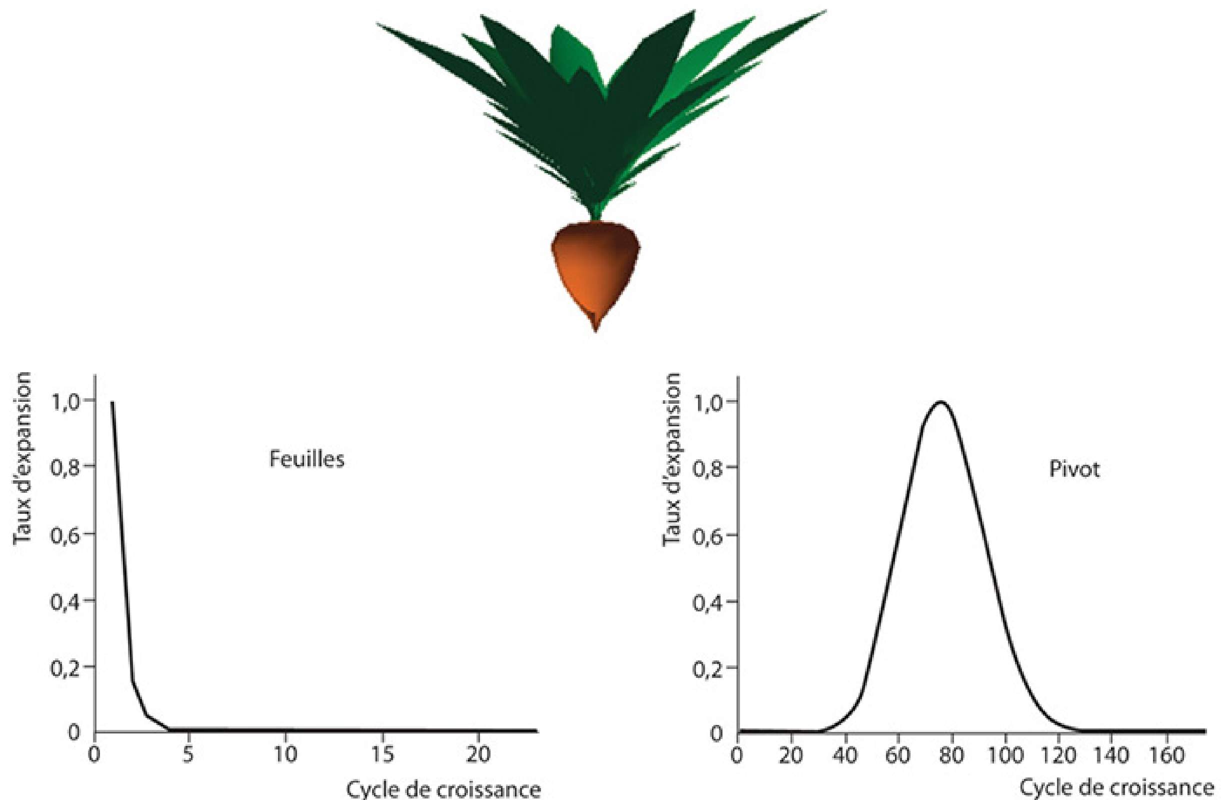



**Figure 17.20.** Formes optimales des variations des puits des feuilles et du pivot racinaire, pour obtenir la meilleure récolte de betterave.

La variation du puits des feuilles se fait sur une période courte (5 CD) et est décroissante. La force du puits du pivot doit être la plus grande possible et apparaître avec un délai important (40 cycles). La variation du puits du pivot se fait sur une période longue (100 CD) et prend une forme unimodale (d'après Rui Qi, 2010).

Dans le cas du maïs, on cherche un compromis entre les deux objectifs antagonistes qui sont d'avoir le plus de fourrage et la meilleure récolte en épi possibles. Les solutions se répartissent sur une courbe appelée front de Pareto (figure 17.21).

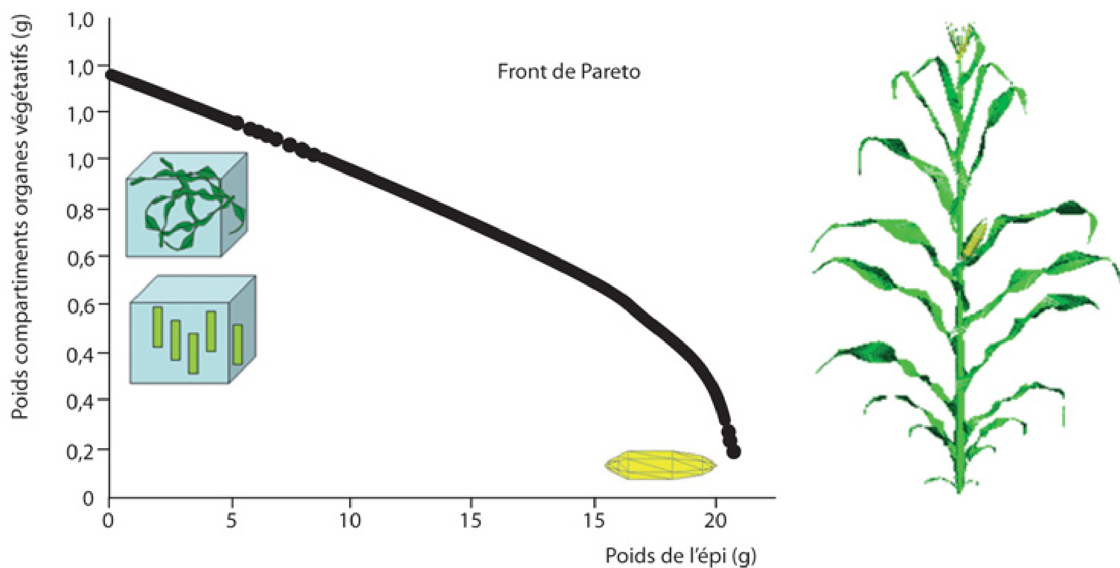



**Figure 17.21.** Meilleures récoltes en fourrage associées aux meilleures récoltes en épis possibles se distribuent sur une courbe qui prend en compte leur antagonisme.

Les paramètres sources-puits optimisés qui fournissent la courbe sont estimés par la méthode du PSO (d'après Qi Rui, 2010).

Quand l'organe de valeur économique est la feuille, il est à la fois source et puits. C'est le cas pour le thé. Prélever trop de feuilles diminue la production de biomasse. Il s'agit ici de dégager une stratégie de récolte qui soit optimale, sans obérer la croissance. Le problème est complexe. La durée d'expansion des organes entre en ligne de compte. La méthode d'optimisation du PSO permet, dans tous les cas, de choisir une stratégie optimale de prélèvement (figure 17.22). Le problème est traité de façon approfondie dans la thèse de Qi Rui (2009).

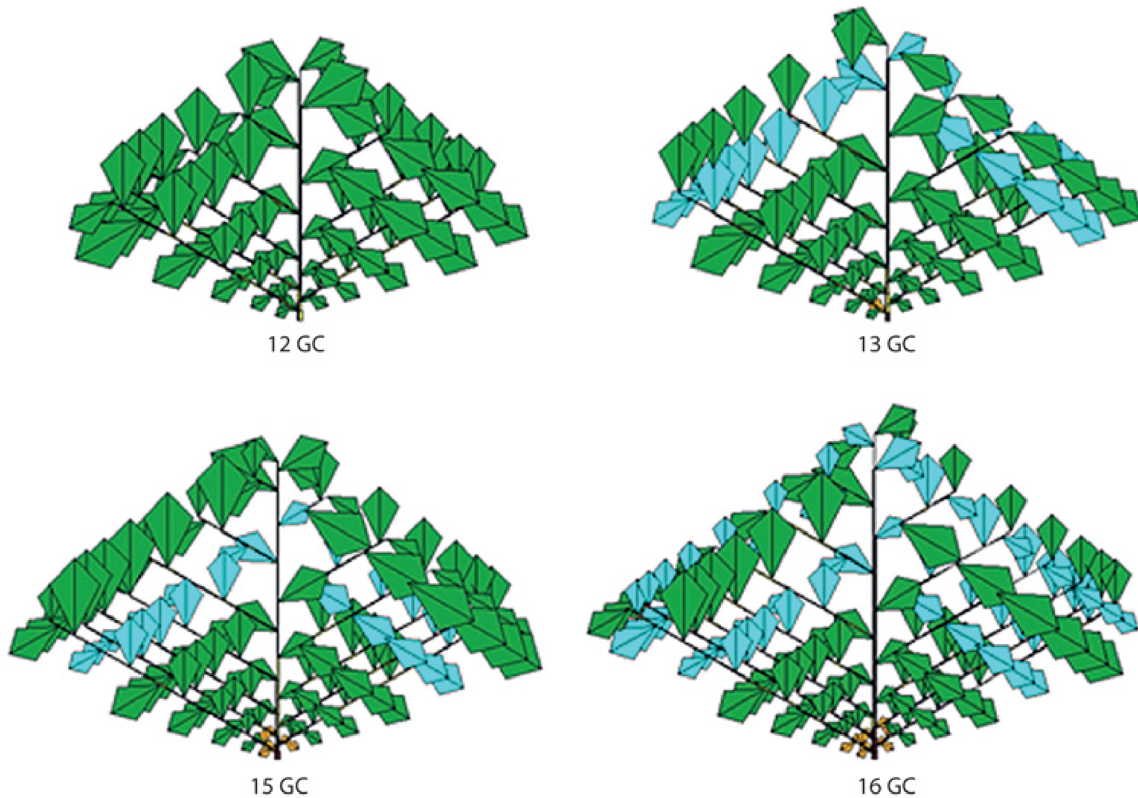



**Figure 17.22.** Prélèvements de cohortes de feuilles (en bleu) sur des plantes pendant la croissance.

La rétroaction entre le prélèvement des feuilles et la croissance de la plante est complexe et nécessite des méthodes d'optimisation sophistiquées pour l'obtention de la meilleure récolte (d'après Qi Rui, 2009).

Dans le cas des arbres, c'est la croissance secondaire qui est concernée. La croissance secondaire est concurrente avec la croissance primaire de l'arbre. Il existe un optimum pour le puits des cernes pour produire le maximum de bois. L'arbre qui produit le plus de biomasse est celui qui ne fait pas de cernes. Lorsque le puits du cerne augmente la biomasse des cernes augmente au début, passe par un maximum et décroit ensuite en même temps que la biomasse totale de l'arbre (figure 17.23).

Cependant, une contrainte supplémentaire apparaît, d'origine mécanique, l'arbre ne doit pas plier (chapitre 8 et Qi Rui, 2009).




**Figure 17.23.** Optimisation du puits du cerne pour la production de bois.

On simule un conifère à 40 ans en faisant varier à la hausse le puits du cerne, ce qui diminue d'autant la biomasse de l'arbre. La production maximum de bois est atteinte ici pour un puits des cernes *Pc* = 1. L'échelle de 1 m au pied des arbres permet de comparer leurs tailles.

L'emplacement des organes puits dans la structure de la plante, qui est déterminée par le programme du développement, est également un facteur important de la production de biomasse. On doit prendre en compte les durées de fonctionnement des organes et les formes de leurs fonctions puits. L'étude a été réalisée par Qi Rui (2009) sur des plantes monocaules dont l'emplacement des fruits est variable (figure 17.24). Dans le cas le plus simple, on pose que les puits sont constants avec une durée de fonctionnement fixe.

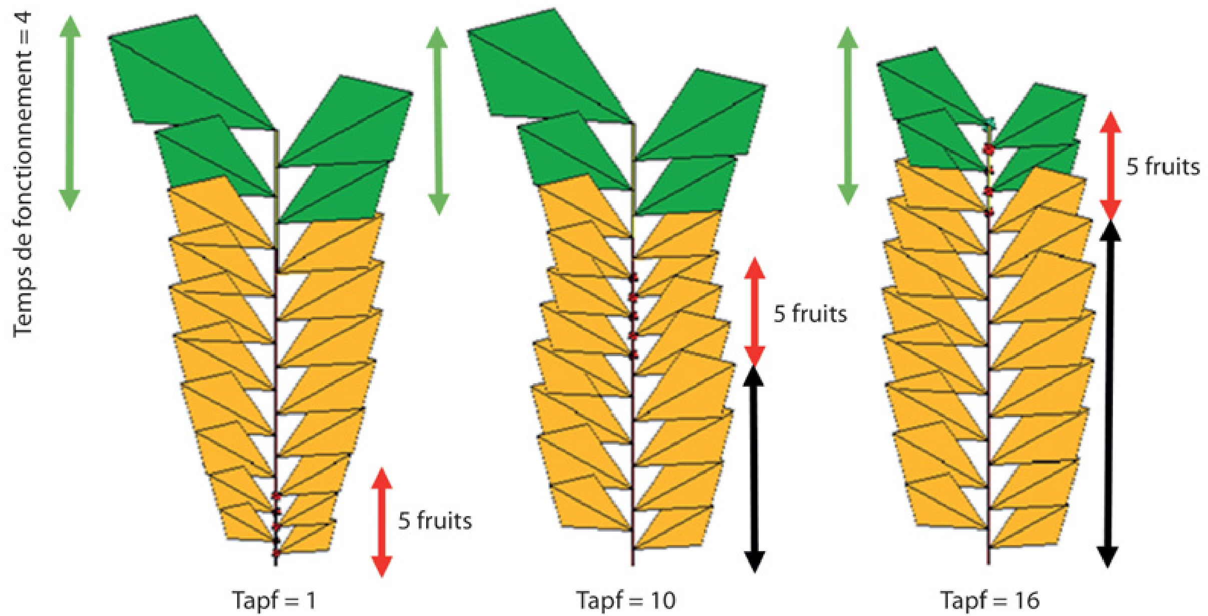



**Figure 17.24.** Plante monocaule simulée à 20 CD définie par la zone de fructification et la durée de fonctionnement des organes du phytomère.

Les organes sont caractérisés par leur date d'apparition (Tapf) sur la tige et leur durée de fonctionnement. Selon leur emplacement les séries organiques sont modifiées (d'après Qi Rui, 2009).

Dans tous les cas sur une tige dont le développement est limité à un nombre donné de phytomères, la zone des fruits doit atteindre son extrémité pour obtenir une récolte maximale. Cette solution a été choisie la plus part du temps par la nature pour les herbacées (exemple, tournesol, graminées, etc.) dont la floraison est terminale. Selon la force du puits, l'apparition du premier fruit doit être plus ou moins retardée, pour ne pas obérer la croissance. La récolte est optimale pour une date d'apparition correspondant à un nombre de fruits associés (figure 17.25).

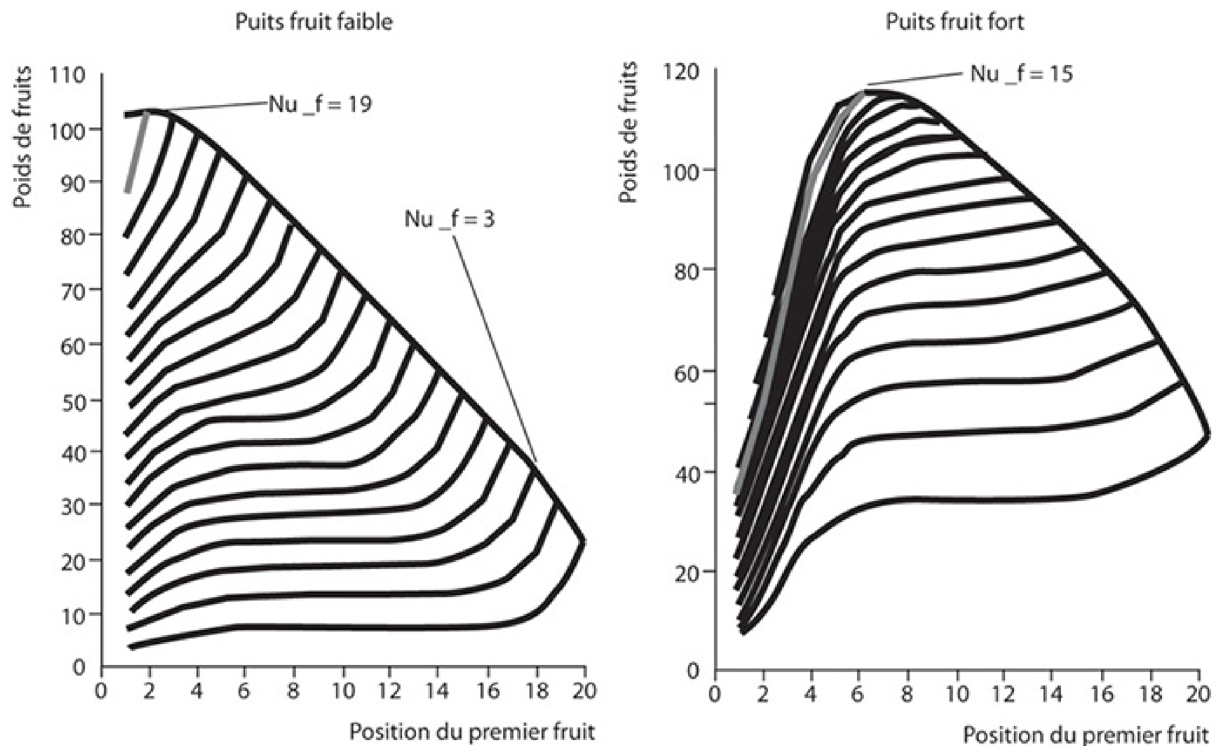



**Figure 17.25.** Récolte optimale.

Pour un nombre fixé de fruits sur une plante monocaule, et pour une durée de croissance donnée, les fruits doivent être placés en position apicale pour la meilleure récolte. Si le puits des fruits est faible, l'optimum est atteint lorsque le nombre de fruits est maximal (la position du premier fruit est au premier phytomère). Si le puits des fruits est fort, l'apparition des fruits doit être retardée.

## Équilibres biologiques

La croissance des plantes est non seulement dépendante des paramètres de l'environnement, mais encore d'autres types d'interactions comme celles liées aux attaques par des insectes ravageurs. Dans le cas du palmier à huile, les insectes du genre Coelenomenodera peuvent littéralement défolier une plantation. Ces mêmes insectes ravageurs sont eux-mêmes parasités par des pontes de guêpes microscopiques qui infestent leurs œufs. On est donc en présence de systèmes dynamiques à trois acteurs qui interagissent. Le problème agronomique à résoudre est donc de traiter les plantes d'une façon efficace, c'est-à-dire d'optimiser les applications des traitements insecticides tout en épargnant au maximum la population de parasites qui attaque celle des ravageurs. Les développements des plantes et des insectes dépendent également des sommes de températures. Cela permet de

synchroniser les cycles de développement. Chez les insectes, ceux-ci correspondent aux différents stades larvaires de nymphes et d'adultes. Les insectes ne sont vulnérables aux insecticides qu'au stade adulte où ils volent pour se reproduire.

Il existe des modèles mathématiques spécialisés dans les relations hôtes parasites, dont les équations du type Lokta-Voltera sont un exemple. Ceux-ci doivent être adaptés de façon plus fine pour décrire précisément les interactions plantes-ravageurs, parasites dans les différents stades de développement des antagonistes. Cela a été fait pour le palmier à huile (Lecoustre *et al*., 1984).

Sur cette plante, les palmes sont émises régulièrement (tous les 15 jours) et sont soumises à des pontes qui peuvent s'accumuler à partir de de leur date d'émission. Les plus vieilles palmes sont les plus défoliées. En remontant de la palme la plus basse, jusqu'à la dernière émise, le long de l'hélice foliaire, on récupère l'historique de l'infestation (figure 17.26).

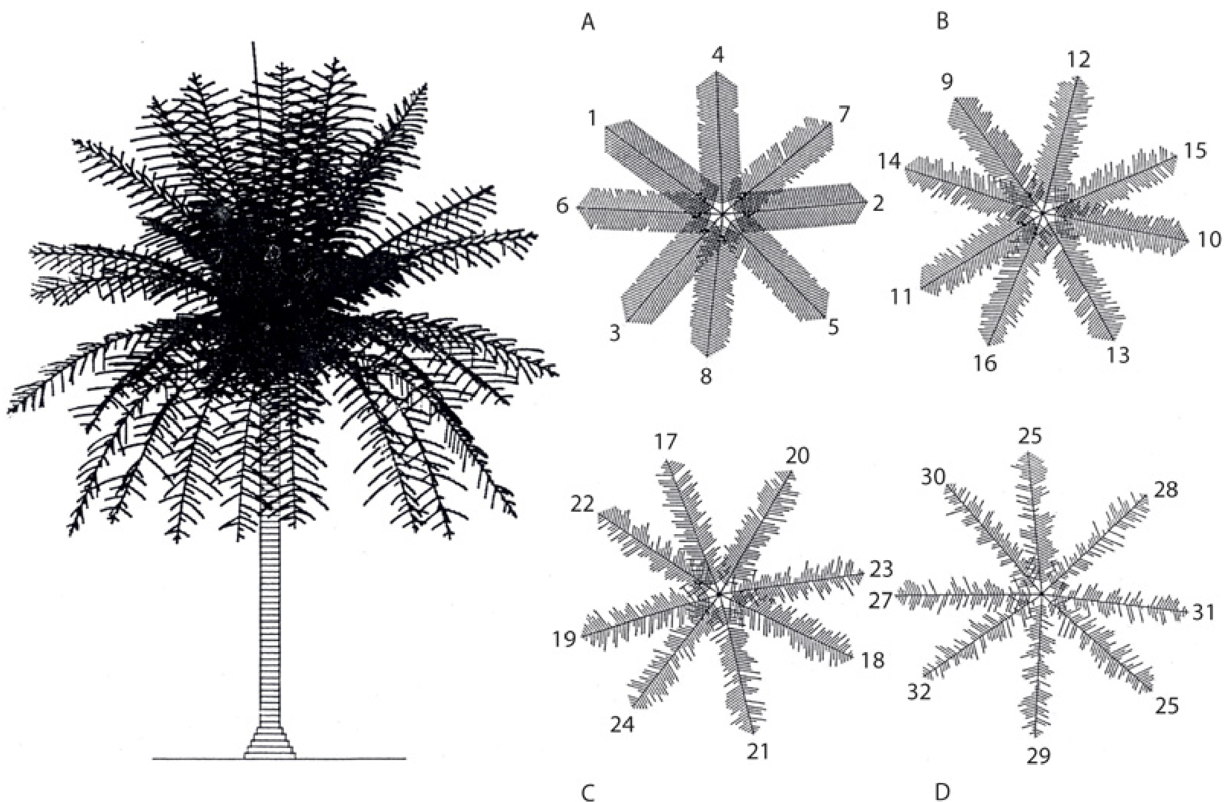



**Figure 17.26.** Simulation de l'attaque d'un palmier par un insecte défoliateur.

En suivant la spirale phyllotoxique de haut en bas les palmes cumulent en fonction de leurs âges les pertes de surface foliaire.

Les insectes ravageurs ont de leur côté des cycles de pontes avec un taux de reproduction et des dates d'éclosion qui suivent une distribution. Chaque insecte à l'état larvaire dévore un élément unitaire de surface de feuille. La défoliation en surface est proportionnelle au nombre de larves. Les insectes parasites ont de même leurs cycles de pontes dans les œufs des insectes ravageurs (figure 17.27).

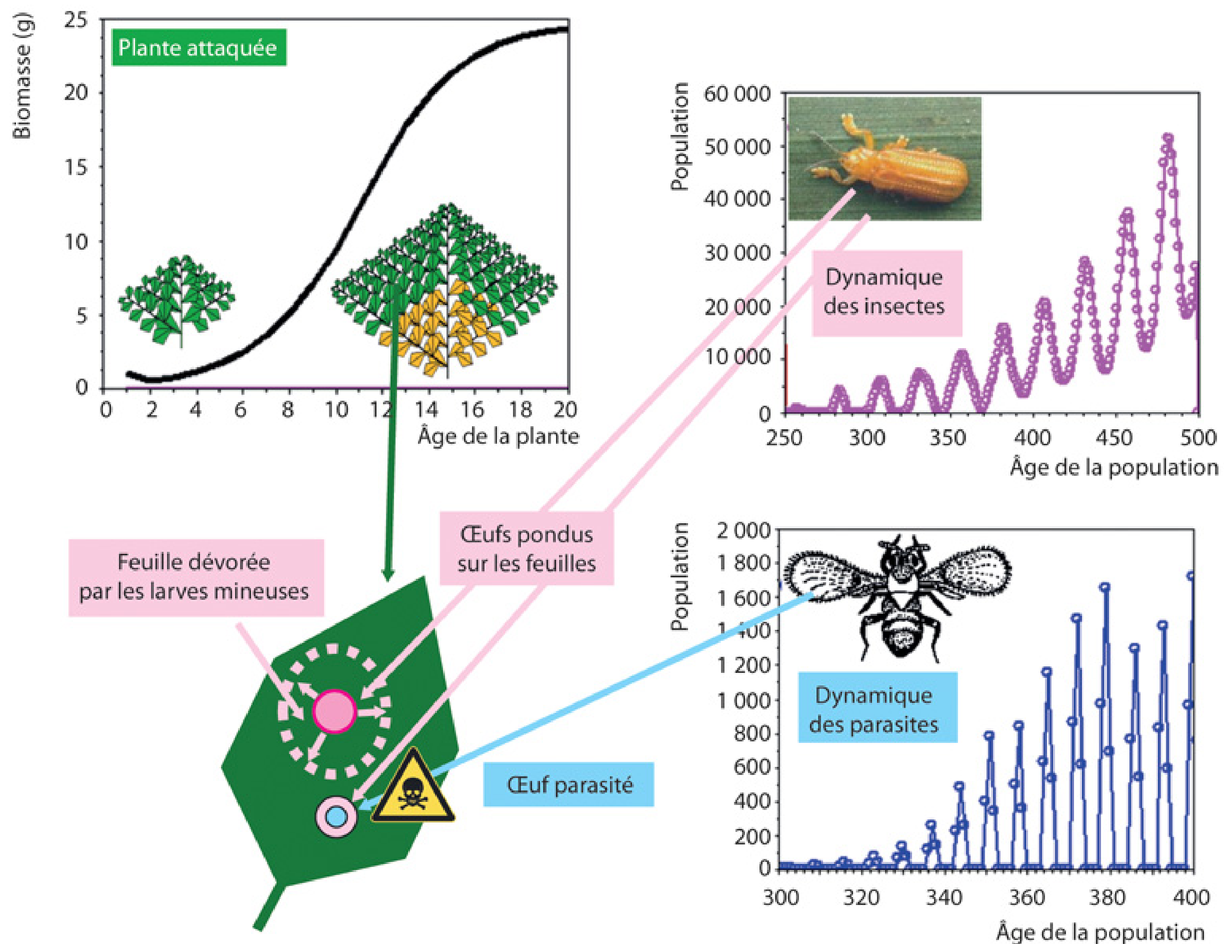
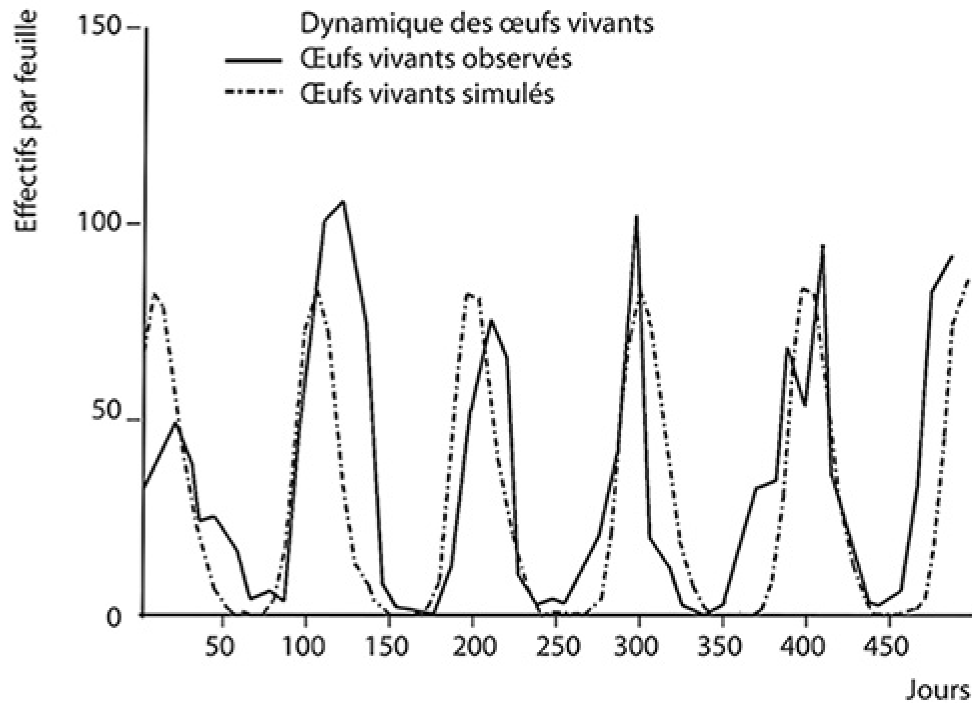



**Figure 17.27.** Croissance d'une plante en interaction avec les populations d'insectes ravageurs et parasites.

Les ravageurs pondent dans les feuilles. Leurs larves les dévorent ce qui diminue mécaniquement la croissance, et les parasites pondent dans les œufs des ravageurs ce qui freine leur action (d'après Qi Rui, 2009).

Ces connaissances, introduites dans un modèle dynamique, permettent de suivre l’évolution simultanée de la surface foliaire et celle des cohortes d’insectes ravageurs et parasites (figure 17.28, Lecoustre *et al*., 1986).



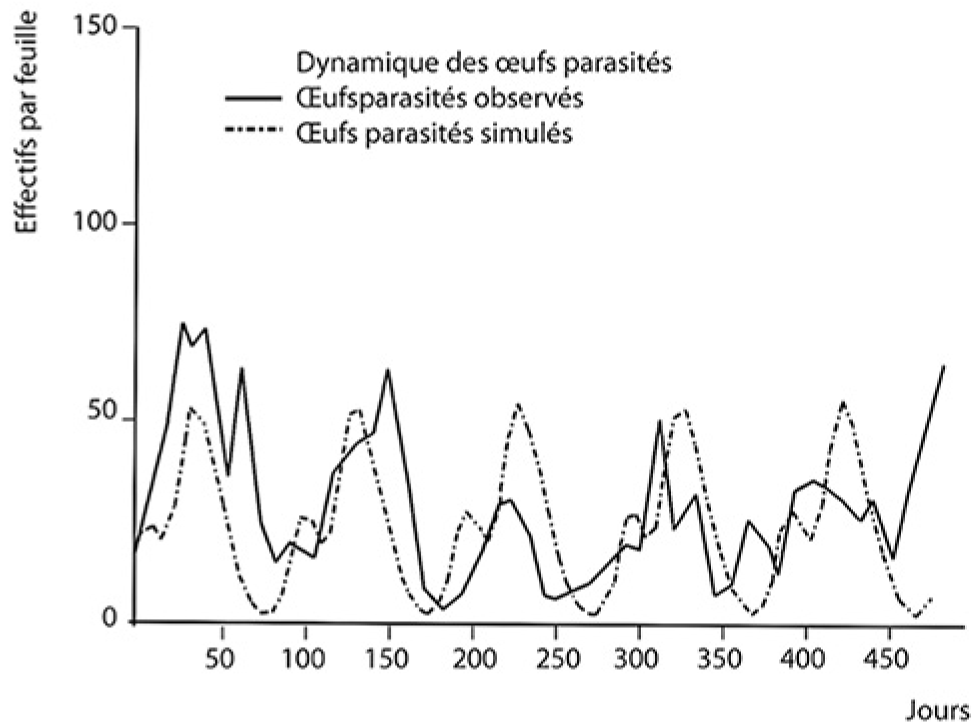



**Figure 17.28.** Simulations des effectifs d'insectes ravageurs et parasites en interaction comparés aux observations de terrains.

Les phases et leurs amplitudes sont assez bien restituées.

Les traitements sont simulés par un taux de mortalité additionnelle qui n'affecte que les populations adultes volantes (figure 17.29). Dans ce type de systèmes dynamiques, on peut empirer la situation par des traitements appliqués à des dates inappropriées. C'est le cas lorsque les cohortes de ravageurs sont à l'abri dans les œufs fraîchement pondus et que les cohortes de parasites sont à l'état adulte en phase de reproduction. Trois traitements successifs peuvent se révéler moins efficaces qu'un seul traitement bien appliqué. De même, un lâcher de nouveaux ravageurs peut diminuer à court terme l'intensité de l'attaque. Ces faits avaient été observés empiriquement sur le terrain par les agronomes spécialistes du palmier.

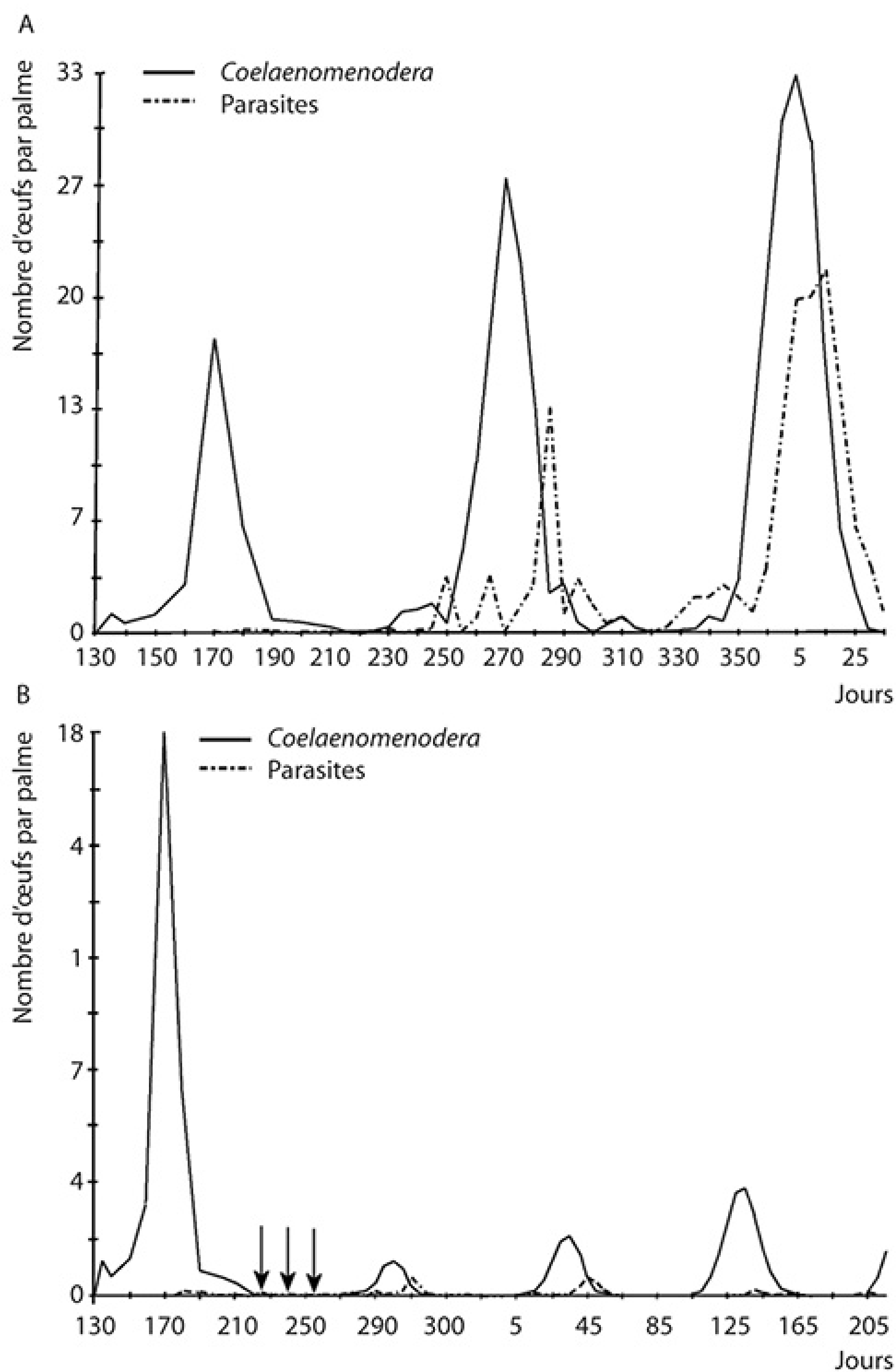



**Figure 17.29.** Évolutions concomitantes des ravageurs du palmier et de leurs parasites en l'absence de traitements insecticides.

Effet des 3 traitements insecticides sur le contrôle de la population de ravageurs. **a** : dynamique des populations de ravageurs et de parasites en l'absence de traitement. **b** :

dynamique des populatins de ravageurs et de parasites avec des traitements insecticides.

Dans la première étude sur le palmier (Lecoustre *et al.*,1986), on a cherché empiriquement des dates de traitements qui donnent de bons résultats sur le long terme, sans optimiser les nombres et les dates de traitements dont le nombre de combinaisons est trop important pour pouvoir tout tester.

Dans une deuxième étude, Qi Rui (2009) optimise mathématiquement la stratégie du nombre et des dates de traitements (figure 17.30). Son étude montre que dans le cas du palmier les dates qui optimisent les traitements tout en préservant l'action des parasites se situent aux dates 279 et 324 (jours).

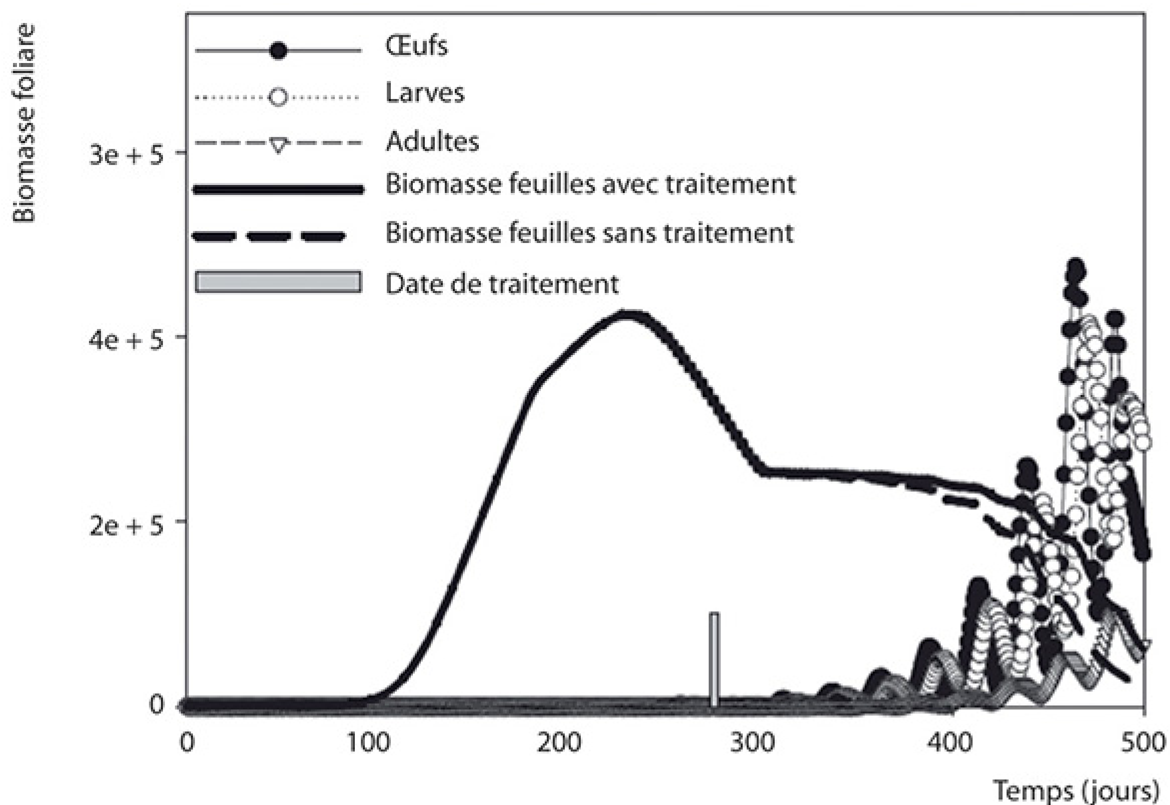



**Figure 17.30.** Interaction de la biomasse foliaire du palmier et son insecte défoliateur.

Sans traitement toute la surface foliaire est dévorée (d'après Qi Rui ECP 2009).

Bien que l'on puisse simuler les développements et les interactions des trois populations, plantes, ravageurs et parasites, il convient de relativiser

l'aspect pratique de l'étude. Le modèle a une grande sensibilité aux conditions initiales. Une petite modification des paramètres (taux de reproduction ou de mortalité) a de grandes conséquences sur son évolution. Enfin les dates de traitement sont impératives pour être efficaces. En pratique, encore faut-il que la logistique puisse suivre !

## Optimisation des facteurs environnementaux

S'il existe une possibilité d'amélioration de la production à partir de la variabilité génétique constatée dans les paramètres endogènes sources-puits, une autre possibilité se situe dans l'optimisation de l'utilisation des paramètres environnementaux (lumière, température, eau). En serre, l'eau n'est jamais le facteur limitant. On peut agir sur la lumière, la température et le $CO_2$. Au contraire, en champ, on ne peut agir sur ces paramètres climatiques sauf sur l'eau qui est le principal facteur limitant mais que l'on peut contrôler par l'irrigation.

### Irrigation et contrôle optimal

Cette étude a été menée par Wu Lin et François Ledimet (2012).

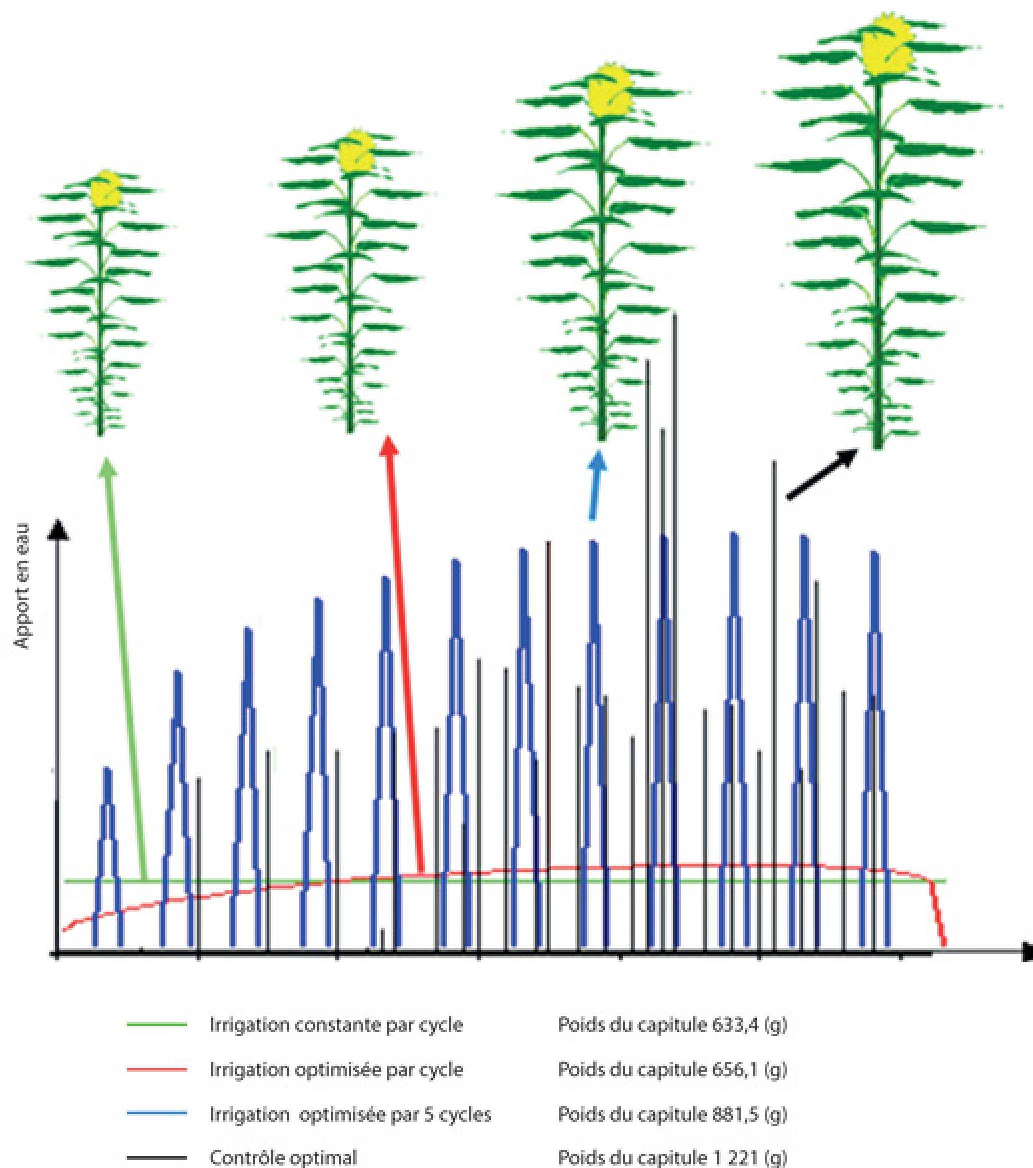



Figure 17.31. Comparaison à volume d'eau constant de l'effet de la répartition de l'irrigation sur la croissance et la production du tournesol (d'après Wu Lin, 2012).

Le stock d'eau étant limité, un apport constant journalier en eau ne donne pas une bonne croissance. En optimisant l'irrigation avec un apport tous les 5 jours selon un profil d'intensité en loi bêta on trouve la meilleure irrigation pour cette dernière. La meilleure solution est donnée par la méthode du contrôle optimal.

Si la ressource en eau est limitée, la question est de savoir comment répartir au mieux l'irrigation pendant la durée de la culture pour optimiser la production.

Les modèles de culture comme Pilote (Maillol *et al.*, 2011) possèdent des modules hydriques qui calculent la teneur en eau d'un sol en fonction des dates d'apport en eau (précipitations, irrigations), de leurs intensités respectives et de l'évapotranspiration du couvert végétal. Ces modules sont plus ou moins sophistiqués mathématiquement (Le Chevalier *et al.*, 2007). En général, pour un type de sol, on considère un taux de saturation hydrique appelé « capacité au champ » au-delà duquel un apport d'eau supplémentaire ruisselle et ne pénètre pas. Symétriquement, on considère un taux d'humidité minimum appelé « point de flétrissement », en dessous duquel il est impossible pour la plante d'extraire de l'eau du sol pour son fonctionnement. Sans apport d'eau supplémentaire, la teneur en eau diminue par évapotranspiration du couvert de façon exponentielle

Le module hydrique est interfacé avec le modèle GreenLab en modifiant à chaque cycle l'efficience climatique *Eo* selon la formule :

$$E\left(t\right) = Eo\frac{Q_{H_2O}(t) - Q_{H_2O}\min}{Q_{H_2O}\max - Q_{H_2O}\min}$$

L'efficience climatique est à sa valeur maximale quand le sol est saturé d'eau et est nulle quand le seuil de flétrissement est atteint. À chaque cycle, une fraction de l'eau transpirée est transformée en biomasse, tandis que l'autre s'évapore. Le système a été adapté au tournesol pour optimiser l'irrigation dans des conditions de limitation de la ressource eau.

Une première approche suppose que les apports sont fournis périodiquement et que leurs intensités sont distribuées selon une fonction souple (une loi bêta) dont les paramètres sont à optimiser. Dans la figure 17.31, on montre qu'une distribution uniforme par cycle de la réserve limitée en eau ne donne pas une bonne production. En utilisant une fonction empirique, l'irrigation est optimale avec un apport périodique d'eau tous les 5 jours dont l'intensité est distribuée selon une loi bêta dont les paramètres sont estimés.

En deuxième approche, on résout le problème de contrôle optimal sous-jacent pour obtenir la séquence d'apports en eau qui rend la fonction objectif (la production de la plante) maximale. Les schémas d'irrigation optimisés sont en accord avec les schémas empiriques préconisés en agriculture.

## Utilisation des réseaux de neurones pour contrôler les effets de l’environnement

Ces travaux ont été conduits par XingRong Fan et BaoGang Hu (Fan *et al.*, 2015). Les effets des paramètres de l’environnement (température, lumière, etc.) sur la croissance et le développement ont été étudiés particulièrement dans le cas du maïs et du chrysanthème au chapitre 13. La méthode consiste à calculer, à partir des mesures (séries organiques) sur les plantes dans des expérimentations contrastées, les valeurs prises par les paramètres du modèle. Certains paramètres de GreenLab, comme l’efficience climatique (paramètre *r*) ou l’épaisseur de la feuille (paramètre *ε*), ont été trouvés sensibles à la lumière. La prévision de la production passe par la connaissance des changements des valeurs numériques prises par ces paramètres lorsque l’environnement est sujet à variation.

En serre, par exemple sur le chrysanthème (chapitre 13), une grille de variation lumière-température dans les expérimentations a été établie. Dans chaque case aux bords de la grille, on recalcule les paramètres du modèle par méthode inverse. La validation s’obtient en prévoyant le comportement du modèle dans les cases situées à l’intérieur de la grille. Ceci permet de calculer, par une régression quadratique, la valeur des paramètres sous l’effet des combinaisons lumière température.

Cette démarche correspond aux modèles basés sur les connaissances (par exemple celle des relations sources-puits dans GreenLab), par opposition aux modèles basés sur les données. Chez ces derniers, on exprime directement la quantité à calculer comme fonction des paramètres environnementaux (par exemple, la biomasse directement fonction de la lumière, la température etc…) sans connaissance préalable sur le fonctionnement du système. Les réseaux de neurones constituent une méthode très efficace pour réaliser des modèles prédictifs basés sur les données. Ils s’appuient sur un apprentissage sur des bases de données. Ils fonctionnent sans connaissance du fonctionnement. Un modèle basé sur les données se révèle souvent efficace, voire meilleur qu’un modèle basé sur la connaissance si ce dernier est approximatif. Ainsi, le contrôle des paramètres climatiques des serres est souvent géré par des programmes informatiques basés sur les réseaux de neurones. En revanche, les modèles basés sur les données ignorent le modèle de fonctionnement avec ses

paramètres. De plus, une situation imprévue par la base de données d'apprentissage peut engendrer des réponses aberrantes.

Avec le modèle GreenLab, un mixage des deux types de modèles a été réalisé. Si la connaissance du fonctionnement du végétal sur les paramètres puits semble bien établie, celle sur les paramètres sources (l'efficience climatique *r* qui dépend de l'environnement, efficience de l'eau par exemple) est plus incertaine. Le calcul par régression de la valeur de *r* en utilisant l'interpolation sur une grille des variations des paramètres environnementaux n'est pas la plus efficace.

Tableau des paramètres de GreenLab pour la tomate suivant la date de plantation

| **Expérience** | ***Pp*** | ***Pi*** | ***Pf*** | ***Sp* cm$^2$** | ***r* mg · cm$^2$/mm** |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 0,425 | 0,633 | 3,469 | 1158,711 | 0,166 |
| 2 | 0,428 | 0,638 | 3,508 | 1157,971 | 0,166 |
| 3 | 0,423 | 0,631 | 3,547 | 1132,218 | 0,168 |
| 4 | 0,435 | 0,648 | 3,517 | 1172,124 | 0,168 |
| 5 | 0,435 | 0,648 | 3,511 | 1151,715 | 0,167 |
| 6 | 0,427 | 0,637 | 3,522 | 1183,146 | 0,164 |
| 7 | 0,424 | 0,63 | 3,567 | 1166,277 | 0,164 |
| 8 | 0,446 | 0,666 | 3,615 | 1194,565 | 0,17 |
| 9 | 0,436 | 0,65 | 3,473 | 1165,134 | 0,167 |
| 10 | 0,419 | 0,62 | 3,351 | 1130,649 | 0,171 |
| 11 | 0,449 | 0,669 | 3,598 | 1196,886 | 0,164 |
| 12 | 0,439 | 0,652 | 3,642 | 1264,283 | 0,158 |
| Moyenne | 0,432 | 0,643 | 3,527 | 1172,807 | 0,166 |
| Écart type | 0,009 | 0,015 | 0,077 | 35,571 | 0,003 |
| Coefficient de variation ($c_v$ en % | 2,083 | 2,333 | 2,183 | 3,033 | 1,947 |

Le cas de la tomate en serre est une bonne illustration. Ep Heuvelink a réalisé des séries d'expériences agronomiques dans les serres de l'université de Wageningen sur la croissance de la tomate à diverses périodes de l'année (chapitre 5). Les conditions de culture changent à chaque fois. Le suivi de la production par compartiment d'organes (feuilles, tige, fruits) en fonction de l'évolution des paramètres climatiques est enregistré. Les paramètres du modèle Tomsim sont ajustés sur chaque expérimentation, ce qui permet de

suivre l'évolution de la production de biomasse de la culture au $m^2$ avec une bonne précision.

Rappelons que Tomsim et GreenLab sont des modèles très proches d'un point de vue écophysiologique. Cependant, Tomsim fonctionne au niveau des compartiments d'organes et GreenLab au niveau de l'organe individuel. Si on donne, a priori, les fonctions de variation de puits des organes, GreenLab peut fonctionner à un niveau agrégé des compartiments et devient équivalent à Tomsim. Des travaux de modélisation de la croissance de la a tomate par GreenLab dans diverses expériences ont été réalisés (Dong *et al.*, 2008). Les fonctions de variations des puits des organes sont connues. Les données collectées pour le modèle Tomsim ont été analysées à nouveau avec le modèle GreenLab. Sur les 12 dates de plantations on obtient des valeurs relativement stables pour les paramètres du modèle. On définit ainsi le paramètre $r$ comme l'efficience de l'eau relativement à l'évapotranspiration ($ETP$) mesurée à chaque cycle et modélisée par le paramètre $E(t)=ETP(t)$.

L'ETP est mesurée et calculée à chaque cycle par la formule :

$$ETP = a + b \cdot \left(\frac{\Delta}{\Delta+\gamma}\right) \cdot Rs$$

$Rs$ est la radiation solaire, $\Delta$ la pente de la pression de vapeur d'eau relativement à la température par cycle, a, b et $\gamma$ des constantes dont les valeurs sont fixées.

L'équation de la croissance s'écrit (chapitre 5) :

$$Q\left(t\right) = E\left(t\right) \cdot r \cdot Sp \cdot \left(1 - \exp\left(-k\frac{Sf(t)}{Sp}\right)\right)$$

Sachant que la valeur $E(t) = ETP(t)$, n'est pas forcément la meilleure contribution possible du climat pour l'ajustement du modèle, bien que le système donne des résultats satisfaisants, on cherche une meilleure expression de $E(t)$, en fonction des mesures des paramètres de l'environnement (lumière, température, $CO_2$) mesurés à chaque cycle de croissance dans la serre.

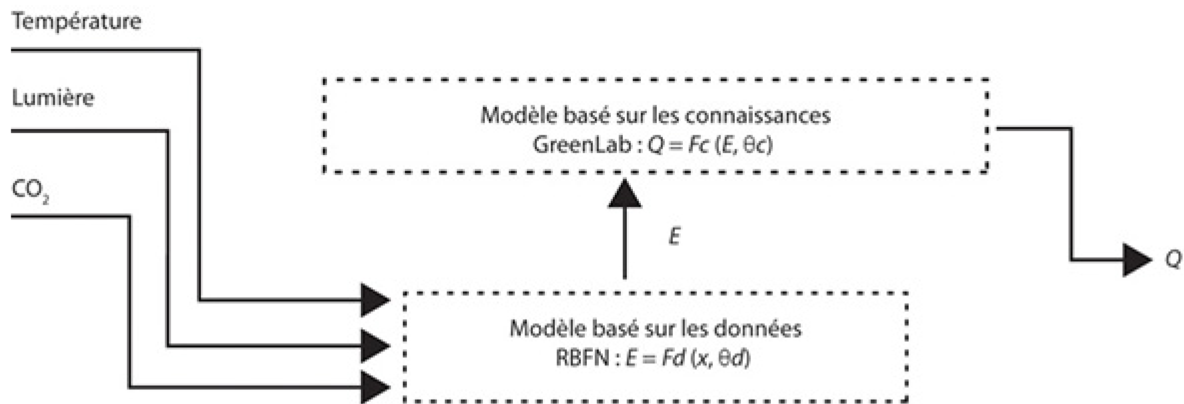
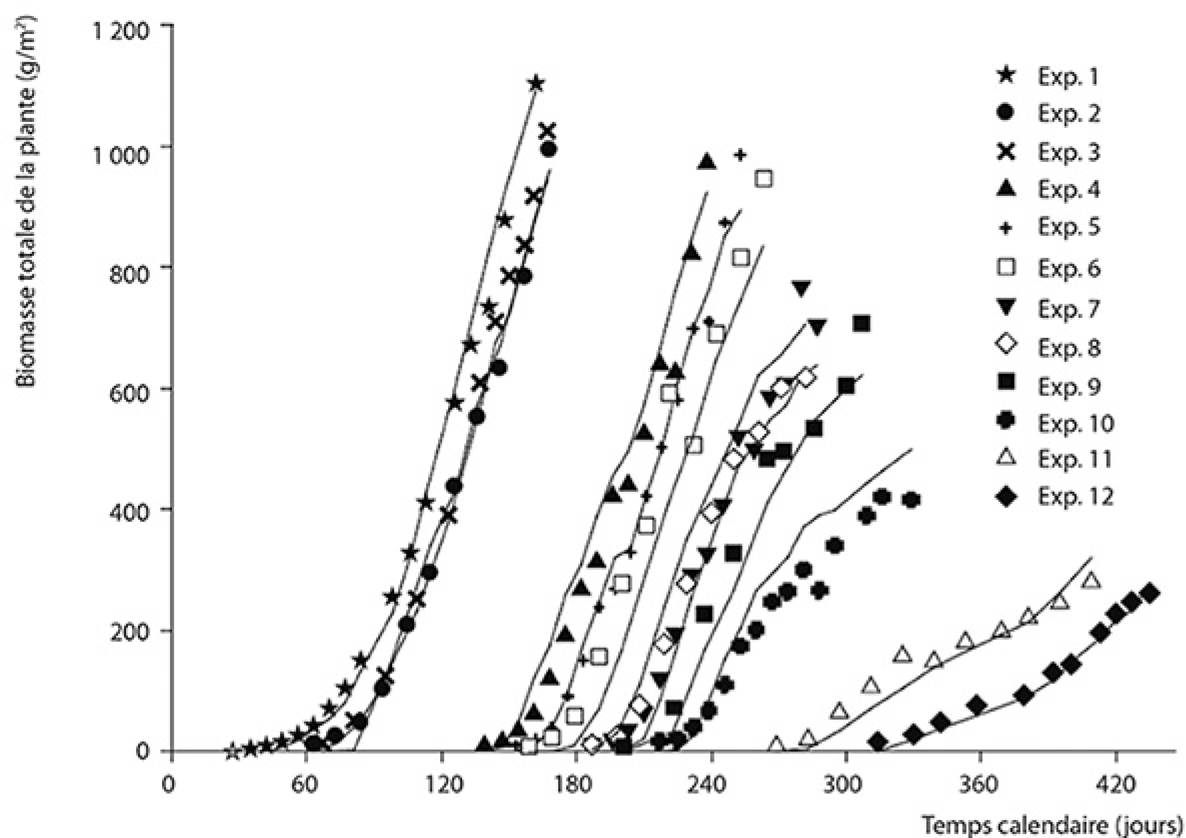



**Figure 17.32.** Modèle mixte permettant de calculer la production de biomasse Q, à partir de la valeur optimisée du facteur *E* (fonction des paramètres environnementaux) avec un réseau de neurones et introduite dans le modèle GreenLab dont les paramètres sont estimés pour piloter la croissance.

On se base cette fois sur les données qui sont la radiation, la date de plantation, la température, le $CO_2$. Les valeurs moyennes des paramètres du tableau sont prises comme les constantes du modèle GreenLab et seul le climat représenté par $E(t)$ varie et doit rendre compte de la production et de la répartition de la biomasse. On utilise des réseaux de neurones pour fournir à chaque cycle $t$ la meilleure valeur numérique possible de $E(t)$ (Fan *et al.*, 2015). On dispose d'une base de données d'apprentissage, sur laquelle on peut calibrer ce réseau et valider sa capacité de prédictions sur des données complémentaires.

Le système fonctionne bien et améliore significativement la prédiction du modèle GreenLab dans un environnement climatique varié. Le modèle est mixte (figure 17.32), il utilise les connaissances de GreenLab dans l'estimation des paramètres sources-puits et les données climatiques pour optimiser leur effet à chaque cycle $t$ sur la croissance *via* un réseau de neurones. La figure 17.33 montre l'adéquation entre les données et le modèle. L'amélioration par rapport au modèle Tomsim n'est pas visible sur la prédiction de la biomasse totale. Elle ne s'observe que sur la diminution de l'écart entre les valeurs mesurées et calculées. En revanche, tous les compartiments d'organes sont restitués séparément alors que Tomsim ne donne que la biomasse totale.


Biomasse totale de la plante (g/m²)
1 200
1 000
800
600
400
200
0
0
60
120
180
240
300
360
420
Temps calendaire (jours)
Exp. 1
Exp. 2
Exp. 3
Exp. 4
Exp. 5
Exp. 6
Exp. 7
Exp. 8
Exp. 9
Exp. 10
Exp. 11
Exp. 12

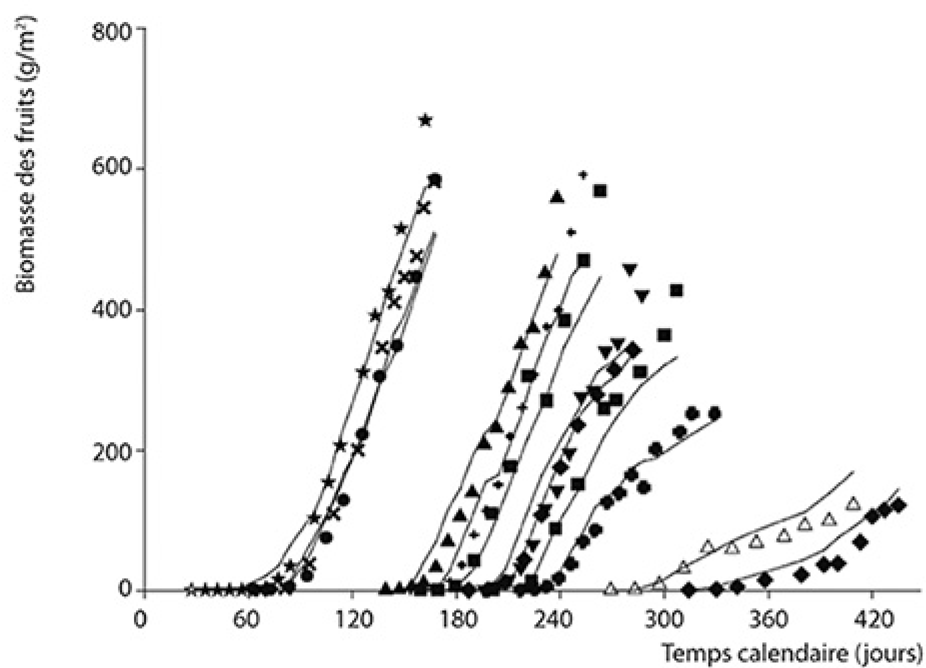

Biomasse des fruits (g/m²)
800
600
400
200
0
0
60
120
180
240
300
360
420
Temps calendaire (jours)

**Figure 17.33.** Modélisation des productions de biomasse totale et de fruits au $m^2$ pour la culture de tomate selon la date de plantation (données Heuvelink, université de Wageningen).

La comparaison des valeurs de l'ETP mesurées dans la serre sur la durée de la culture avec la valeur calculée par le réseau de neurones qui optimise l'effet du climat en fonction des paramètres environnementaux (figure 17.34) montre une concordance en moyenne entre les valeurs mesurées de l'ETP et celles calculées par le réseau de neurones.

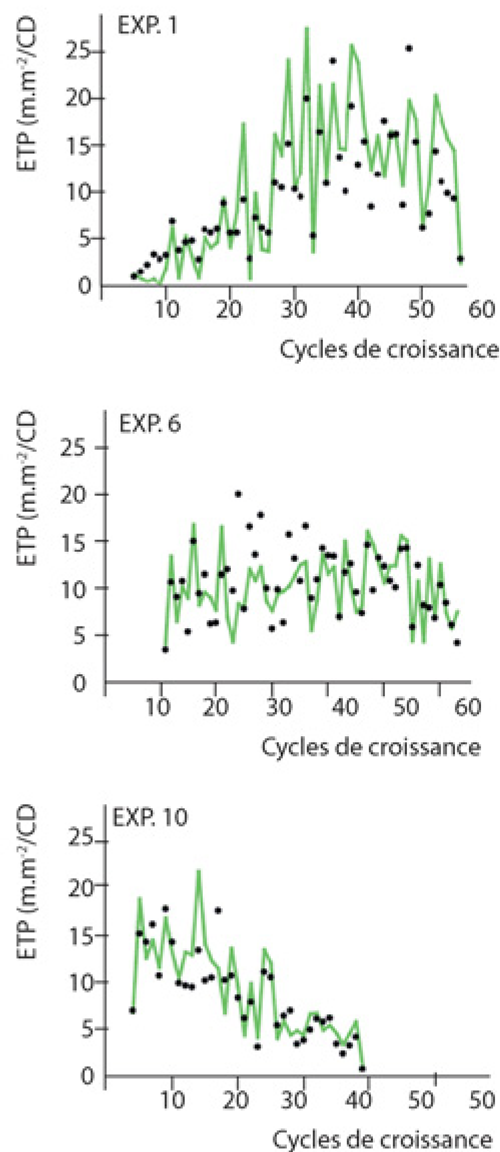



**Figure 17.34.** Comparaison des valeurs mesurées de l'ETP par cycle avec la valeur fournit par le réseau de neurones pour les mois de janvier, juin et octobre.

L’utilisation d’un modèle mixte (basé sur les connaissances et basé sur les données) améliore la précision et la prédiction. Les paramètres sources-puits du modèle GreenLab sont distincts des paramètres climatiques et les estiment de façon différente : les premiers par la méthode des moindres carrés, les seconds par des réseaux de neurones. Ces derniers tirent un meilleur parti de l’effet du climat sur la croissance.

## ⏩ À retenir

Au cours du développement des modèles structuraux puis fonctionnels jusqu’à celui de GreenLab, sont apparues de nouvelles applications de la modélisation des plantes en agronomie. L’utilisation des maquettes 3D de plantes est d’un grand intérêt pour l’image de synthèse, en particulier pour les besoins de l’architecture et du paysagisme. Mais ces maquettes se révèlent aussi intéressantes pour aider la télédétection à interpréter les images fournies par les satellites, pour accéder à la production ou l’état sanitaire des peuplements végétaux (champs, plantations) par exemple.

Le modèle fournit aussi de nouveaux paramètres qui sont des composantes du rendement et peut être utilisé en sélection ou en phénotypage. Il peut permettre d’optimiser les itinéraires culturaux comme l’éclaircissage ou l’irrigation.

Dans les années à venir, les pressions technologiques en agriculture vont probablement rendre obligatoire la prise en compte de la structure de la plante. L’agronomie pourrait ainsi être de plus en plus amenée à utiliser ces modèles structure-fonction en relais aux modèles de culture qui ne peuvent répondre à ces nouveaux besoins.

# Conclusion
# Discussions et perspectives scientifiques

Le modèle de croissance et de production végétale GreenLab, qui dérive du modèle architectural Amap, a nécessité plus de 40 ans de recherche dans un contexte inter-disciplinaire. Des dizaines de chercheurs venant de la botanique, de l'agronomie, des mathématiques appliquées et de l'informatique, avec le concours de nombreux travaux universitaires (thèses d'État et masters) ont participé à la genèse progressive du modèle. Chaque étape du développement du modèle appelait la suivante, en même temps que la recherche des partenaires pour la réaliser. L'enchaînement des chapitres de cet ouvrage reproduit assez bien l'historique de la démarche scientifique. Une telle recherche s'appuie sur une longue durée. Mais au-delà, elle incite quelques pistes de réflexions sur la modélisation du vivant, sur le positionnement et les spécificités scientifiques de GreenLab.

## ⏩ Sur le positionnement scientifique de GreenLab

Keller (Varenne, Silberstein, 2013) montre l'opposition entre les systèmes de la physique, basés sur des lois qui induisent des équations, et les systèmes de la biologie dont le fonctionnement est organisé de façon hiérarchique et non homogène. De façon analogue aux systèmes de la biologie (Berry, Beslon [Varenne & Silberstein 2013]), la biologie intégrative initiée par Gilbert Chauvet (voir le site http://www.amessi.org/qu-est-ce-que-la-biologie-integrative) :

> « … concerne la description intégrée des multiples phénomènes intervenant dans les divers niveaux des organisations structurales et fonctionnelles hiérarchiques du vivant (emboîtement de poupées russes). Elle requiert donc un formalisme mathématique spécifique nouveau, capable de traverser les niveaux d'organisation ».

Vu sous cet angle, les modèles de culture (chapitre 5) apparaissent comme des modèles de la physique avec leurs lois (somme des températures, efficience climatique), équations de production. En revanche, les modèles structure-fonction des végétaux se situent dans les domaines des systèmes complexes biologiques ou celui de la biologie intégrative.

Le modèle GreenLab a fait l'objet de plusieurs tentatives de formalisation avec des grammaires informatiques (Francon, Quadrat, Cournède), mais c'est l'approche des opérateurs de croissance et de développement qui est prise en compte dans cet ouvrage sous sa forme opérationnelle avec le logiciel Gloups. Jusqu'à présent, Les grammaires n'ont pas eu un apport significatif sur le développement du modèle et ne paraissent pas nécessaires. En revanche, les opérateurs conduisent à la construction d'algorithmes qui factorisent le développement et la croissance et permettent de mathématiser le modèle sous la forme d'équations pour étudier son comportement.

Sous sa forme actuelle le modèle GreenLab se décline sous deux formes.

Une forme démathématisée qui consiste en une simulation informatique pluriformalisée, calibrée pas à pas sur le terrain grâce à une fragmentation

en sous-modèles simulant les fonctionnements des entités de base composant les phytomères (méristèmes, organes). Citons Varenne dans la préface de cet ouvrage :

> « Il est important de noter qu'une fois ses paramètres calibrés sur de très nombreuses mesures de terrain, une telle simulation des plantes retrouve tous les modèles de Hallé. Elle les retrouve par « en dessous », par un mouvement de type *bottom-up*. La démathématisation partielle (fragmentation et sous-symbolisation) sur quoi repose ce type de formalisation assistée par ordinateur permet donc une synthèse computationnelle des modèles architecturaux de la botanique. Davantage, comme pour un modèle mathématique, elle peut les quantifier, les calculer, les prédire. Elle peut donc prédire des formes et des morphogenèses précises. Mais les modélisateurs n'ont pas produit par là un modèle mathématique. Cela reste une simulation informatique pluriformalisée, calibrée pas à pas sur le terrain ….».

J'ajoute que la simulation informatique de la croissance des plantes fournit des sorties avec des jeux de données, pure réalisation du modèle, qui permettent la mise au point de l'assimilation des données et, aux méthodes inverses, de s'exercer pour calibrer les paramètres avant d'être confrontées aux mesures sur les plantes issues des plantations agronomiques. C'est un préalable avant la confrontation avec des jeux de données issues de mesures sur de vraies plantes, pour lesquelles un modèle ne peut qu'être plus ou moins adapté.

Une autre forme re-mathématisée consiste à construire a posteriori un formalisme purement computationnel du modèle. Ceci est nécessaire avec la prise en compte inévitable des aspects stochastiques du développement. On peut certes simuler un grand nombre de plantes pour en appréhender la variabilité, mais cela reste très lourd. De plus, avec la prise en compte de la photosynthèse, l'étude du comportement du modèle en utilisant seulement la simulation est devenue rédhibitoire par la lourdeur des calculs.

> « Pour des raisons de nécessaire intégration de sous-modèles nouveaux dans la simulation, les stratégies de simulation doivent être ramassées, simplifiées, condensées. Elles doivent être à fondement davantage symbolique plutôt qu'uniquement sous-symbolique. C'est précisément en ce sens qu'elles doivent être remathématisées » (Varenne, préface).

Dans le cas du modèle GreenLab, cette mathématisation a pu se réaliser grâce à deux considérations issues du fonctionnement de l'automate botanique qui fournit les formulations des opérateurs de croissance et de développement :

– la mise en évidence de la structure potentielle (chapitre 3) qui contient implicitement toutes les simulations informatiques. Chaque

entité phytomère de cette structure chronologique existe selon une probabilité calculable à partir de la quantification du fonctionnement des méristèmes ;
– la factorisation du développement sous la dépendance de l’âge physiologique qui permet de considérer une plante comme un assemblage et un emboitement en poupées russes de sous-structures caractérisées par leurs âges chronologiques et physiologiques. Le temps de calcul ne dépend plus du nombre de phytomères à mettre en place, mais seulement de l’âge de la plante.

Ainsi, dans le cas stochastique, on obtient directement par calcul la valeur numérique de la demande potentielle à chaque cycle de développement, la biomasse produite ainsi que le détail des moyennes et des variances théoriques des nombres et des biomasses des organes par cohortes ainsi que les séries organiques associées. La plante n’est plus simulée en détail dans les réalisations aléatoires des structures topologiques, mais calculée avec ses distributions.

Les opérateurs issus de la structure potentielle jouent le même rôle vis-à-vis des simulations des structures stochastiques, que la loi binomiale vis-à-vis des tirages aléatoires d’un processus de Bernoulli. C’est le mode computationnel matrice de GreenLab, opposé au mode liste de la simulation (chapitre 4).

Le mode matrice rapproche GreenLab des modèles de la physique et des modèles de culture. Il permet la mise en œuvre du calcul du comportement du modèle dans le cas stochastique et des méthodes inverses pour estimer les paramètres. Il donne toutes les composantes globales de la croissance du peuplement, sans rentrer dans le détail du développement individuel.

En revanche, le mode « liste » permet de simuler dans le détail les structures topologiques et géométriques engendrées par une simulation aléatoire du développement et de la croissance et de créer ainsi des jeux de données. On est bien dans le cadre d’un modèle structure fonction.

Notons que le modèle GreenLab est descriptif au niveau du fonctionnement des organes (méristèmes, feuilles, entrenœuds, fruits) et explicatif au niveau de la construction de la plante. Citons encore Varenne (préface) :

> « Ce type de simulation intégrative et pluri-échelle montre que la notion d’explication peut être interprétée (entre autres possibilités) comme qualifiant un type particulier d’opération de

> passage d'un niveau vers un autre. L'explication en ce sens est relative. Ici, par exemple, on a affaire à un modèle descriptif à un certain niveau, mais explicatif à un autre. »

Ainsi, le rapport *Q/D* permet d'expliquer la plupart des interactions croissance et développement dans la morphogenèse des plantes. Cela concerne la mise en place des ramifications, la mortalité des méristèmes, les avortements d'organes, l'apparition des réitérations, etc. On a vu notamment avec les expériences sur les graines, sur la taille, sur la densité de plantation, que le modèle a des capacités à prédire l'effet induit sur la croissance et l'architecture d'une plante (chapitre 5). Cet effet est essentiellement dû à l'action du rapport offre/demande (*Q/D*) sur le fonctionnement des méristèmes et des organes au cours de la croissance, ce qui est un des résultats majeurs présenté dans l'ouvrage (chapitres 5 et 9). Le rapport *Q/D* a un caractère explicatif certain dans le profil des séries organiques, et dans la description des phases successives du développement architectural.

Pour GreenLab, modéliser la croissance et l'architecture d'une plante particulière, c'est estimer, à partir des observations (cimes, séries organiques,…), les paramètres de la plante computationnelle qui s'en rapproche le plus. Tels quels ces paramètres contribuent à décrire finement le fonctionnement intégré des organes de la plante. Ils entrent dans la formulation des fonctions source-puits. Ces paramètres sont de nouveaux candidats dans des schémas de sélection végétale, de phénotypage ou d'optimisation mathématique d'itinéraires culturaux (chapitre 15).

# ⏩ Sur les spécificités de GreenLab

L’approche plante du modèle GreenLab se fait au niveau des organes portés par l’entité botanique phytomère (méristèmes apical et axillaires, organes feuilles, entrenœuds fruits). La plante et le peuplement végétal sont vus comme des collections de phytomères.

## Des spécificités liées au développement

Les suivis de croissance sont souvent fastidieux ou impossibles. Grâce à la modélisation du développement sous forme de processus de Bernoulli, qui s’appuie à la fois sur la loi des sommes de températures et la théorie du renouvellement (chapitre 2), le temps est discrétisé en cycles de développement. On déduit facilement l’âge chronologique en cycles d’une plante, même dans le cas stochastique en analysant son architecture. Ceci permet de calibrer le fonctionnement des méristèmes sans avoir fait de suivis de croissance (méthode des cimes, chapitre 11).

La notion d’âge physiologique permet de caractériser les catégories des différents méristèmes qui construisent les types d’axes et les types de phytomères associés. Alors qu’un arbre produit des milliers, voire des millions, de phytomères avec leurs nombres d’organes axillaires, on identifie rarement plus de cinq âges physiologiques et de douze catégories de phytomères. Le nombre maximum de catégories ne dépend pas de l’âge de l’arbre, du modèle architectural et des réitérations. Le concept de phytomère constitue un élément important de la factorisation dans le modèle. À chaque représentant d’une catégorie d’organe dans une cohorte peut correspondre un grand nombre d’individus.

L’approche méristème de GreenLab permet d’opérer par sondage dans l’architecture, de quantifier les avortements (méthode des cimes, chapitre 11) et donc d’estimer la biomasse manquante dans l’architecture suite à la mortalité et l’élagage des axes. Ce résultat lève une des principales limitations liées aux compartiments des modèles de cultures qui ne savent pas gérer correctement les avortements et l’action des stress.

## Des spécificités liées à la croissance

Le nombre de catégories d'organes ne dépend donc que du nombre d'âges physiologiques et de leurs types (feuille, entrenœud, fruit). À chaque type d'organe on associe une fonction puits et éventuellement une fonction source définies par un ou deux paramètres. Alors que les cohortes peuvent contenir des milliers d'organes, ceux-ci sont représentés rarement comme on l'a dit par plus de douze catégories. La croissance d'un organe ne dépend que de l'historique offre/demande qu'elle a subi. La mise en jeu des catégories d'organes représente une part importante de la factorisation dans le modèle GreenLab. Elle permet de calculer entre autres la demande de la plante par des opérateurs (chapitre 5 et 6).

Une des principales difficultés des modèles structures-fonctions se situe dans le calcul de l'interception de la lumière. Celle-ci passe le plus souvent par la reconstruction de la plante à chaque cycle de développement, soumise à des algorithmes de lancer de rayon ou de radiosité (Dauzat, Soler, …). Reconstruire l'architecture prend du temps, calculer l'interception, produire la biomasse synthétisée par chaque feuille et la repartir par propagation dans la structure, bien plus de temps encore. À l'opposé, les modèles de culture utilisent la loi de Beer-Lambert, l'indice foliaire et l'efficience climatique pour calculer directement la photosynthèse au niveau du peuplement. Le modèle GreenLab se rapproche des modèles de culture qui ont validé des notions importantes utilisables dans les modèles structure-fonction. Il évite l'écueil de la diffusion de la biomasse dans la structure plante et le calcul de l'interception de la lumière par une maquette de plante reconstituée, par :

– le remplacement de la propagation de la biomasse pas à pas dans la structure par la notion d'allocation directe dans les organes à chaque cycle de développement, pourvu que sa durée soit suffisante pour considérer qu'elle soit le résultat final de la propagation pendant le cycle, ce qui est le cas. Dans GreenLab, le cycle de croissance est le cycle de développement. La notion de pool commun permet de répartir la biomasse à chaque cycle dans les organes selon leur force de puits (chapitre 5). Ceci s'étend à la croissance secondaire, car on connait par calcul en amont de chaque axe principal d'une sous structure, le nombre de feuilles fonctionnelles portées (chapitre 8) ;

– la notion de surface de production (*Sp*) par plante (chapitre 5). Celle-ci est déduite à chaque cycle, de la biomasse produite, de la surface foliaire active, de la radiation et de l'efficience climatique. *Sp* est solution de l'équation de production (9) du chapitre 5. La différence avec les modèles de culture est que *Sp* n'est pas fixé (ex : 1 $m^2$), mais calculé. Cette notion a reçu une bonne validation expérimentale (chapitre 5). Généricité et validation de GreenLab.

La généricité du modèle GreenLab est importante, il simule aussi bien la croissance et le développement de petites plantes herbacées comme l'arabette, d'arbustes comme le cotonnier, ou d'arbre comme l'érable à sucre. Cette généricité découle du fait que les axes de toutes les plantes sont organisés en âges physiologiques et qu'ils sont constitués d'un petit nombre de types de phytomères de base, caractérisés par leur âge physiologique et leurs productions axillaires (organes, ramifications). Un même organe peut être répété un grand nombre de fois dans les cohortes selon les règles de production de l'automate botanique de GreenLab qui simule aisément tous les modèles architecturaux connus, sous leurs formes continues ou rythmiques.

GreenLab est validé implicitement au niveau de la production des compartiments d'organes car il hérite de la validité des modèles de culture. Mais grâce à l'approche phytomère, il va beaucoup plus loin et il est validé également au niveau des méristèmes et des organes dont il estime les paramètres du fonctionnement par méthode inverse. La qualité des ajustements des cimes et des séries organiques relevées sur les nombreuses plantes étudiées, font que ce modèle peut être considéré comme validé sur toutes les plantes qui ont été étudiées.

## ⏩ Des applications futures ?

Se pose alors la question, pourquoi faire ? Les modèles de cultures après tout, donnent généralement satisfaction en agriculture. Mais, comme nous l'avons dit, ils ne fonctionnent qu'au niveau du peuplement. S'ils intègrent l'influence des paramètres environnementaux (lumière, température, eau, oligoéléments (N, P, K) etc.), sur le rendement, le fonctionnement de la plante individuelle est ignoré. L'absence de prise en compte de la mortalité des méristèmes et de l'avortement des organes confinent les modèles de culture aux plantes herbacées. En effet, on ne peut pas estimer les biomasses des compartiments, si l'avortement des organes et la mortalité des ramifications qui provoque un élagage naturel entrent en jeu, comme c'est le cas pour les arbustes et les arbres.

Les notions d'indices foliaires et de récolte, s'ils sont suffisants pour prédire pendant la croissance végétale, la production de biomasse et sa répartition dans les différents compartiments d'organes au niveau du $m^2$, se révèlent impuissants à décrire la croissance et l'architecture de la plante individuelle, au niveau des phytomères en mettant en œuvre les relations source-puits. L'indice foliaire est de plus mesuré par des instruments (Li-Cor), en supposant que le feuillage est un milieu turbide, ce qui est loin d'être toujours le cas. L'indice de récolte est un mauvais indicateur de rendement. Un fort indice de récolte peut être associé à une baisse de rendement, car la partie végétative de la plante n'est plus assez alimentée, ce qui déprime la croissance globale et en conséquence celle des compartiments. De plus, sur des plantes comme les poivrons et les concombres, l'indice de récolte fluctue à cause des avortements d'organes.

Si les modèles de culture sont efficaces pour calculer la production de biomasse végétale produite au $m^2$ en fonction des paramètres environnementaux, ils s'avèrent donc insuffisants dans le détail.

Ce sont ces limitations qui ont provoqué l'apparition des modèles structure-fonction. En effet, c'est au niveau du phytomère que l'on peut tirer le meilleur parti des plans expérimentaux et que l'on peut mettre en évidence de nouveaux facteurs du rendement qui demeurent inexploités, jusqu'à

maintenant. Loin de compliquer le système de mesures, il le simplifie, car on opère les mesures par des sondages maitrisés dans les séries organiques, ce qui rend inutile la mesure de la totalité des organes d'un compartiment (chapitre 13).

On peut tenter une comparaison triviale : pour un avion la vitesse dépend à la fois de la puissance du moteur et de la finesse de l'aérodynamisme de la voilure. Par analogie avec les plantes, l'agronomie s'est focalisée sur le moteur de la croissance c'est à dire la photosynthèse (la production dans les modèles de culture en fonction des paramètres environnementaux (lumière, température, eau), en ignorant la voilure (les relations sources-puits dans l'architecture qui permettent potentiellement d'optimiser les indices foliaires et de récolte).

Cette nouvelle approche, compatible avec celle des modèles de culture, (ce qui en facilite l'usage) et basée sur une meilleure connaissance botanique de la plante, me semble prometteuse, d'autant plus qu'elle est étroitement liée à la génétique en lui fournissant pour la sélection, de nouveaux paramètres qui sont des composantes du rendement (chapitre 15), notamment en y intégrant les processus d'avortements des méristèmes et des organes. Les méthodes de prises de mesures sur les plantes sont plus rationnelles grâce à la prise en compte du « stochastique » et grâce à la notion d'âge physiologique qui permettent d'identifier facilement les cimes et les séries organiques dans l'architecture (chapitres 6 et 11). Un des avantages du modèle est que l'architecture de la plante n'a pas besoin d'être explicitée sous forme topologique si seule la production végétale est visée. Dans le mode matrice, le modèle GreenLab calcule le nombre d'organes produits, la biomasse fabriquée, ainsi que les profils des séries organiques correspondant aux différents âges physiologiques. La plante est décrite en pièces détachées avec tous ses axes végétatifs pour tous les âges chronologiques et physiologiques, mais ne peut pas être reconstruite. Cela permet par exemple en foresterie de visualiser directement le profil d'un tronc avec ses cernes, sans avoir à représenter l'architecture de l'arbre.

Cette nouvelle approche a aussi une dimension écologique, car potentiellement elle est porteuse d'économie de traitement (eau, engrais,…) qui préserve l'environnement, grâce à l'usage possible des méthodes d'optimisation développées autour des modèles dynamiques (chapitre 15). L'adéquation et la généricité du modèle GreenLab sur les diverses plantes

étudiées (herbacées, arbustes et arbres), ses possibilités de prédiction et d'optimisation font que je le considère comme validé et potentiellement utile à la recherche agronomique (chapitres 12 et 13).

Les applications sont d'abord l'estimation paramétrique sur les espèces cultivées. Chaque espèce peut être caractérisée par une « carte paramétrique », qui permet de calculer son développement et sa croissance complètement (c'est-à-dire in fine son architecture) dans un environnement donné. Ces paramètres peuvent être considérés comme des invariants car ils se sont révélés en général stables dans un environnement climatique variable (maïs, chapitre 13), bien qu'un petit nombre puisse dépendre significativement de la lumière et de la température (chrysanthème, chapitre 13). Ceci permet théoriquement de prédire la récolte pour divers scénarios climatiques. Il semble intéressant de laisser à GreenLab le calcul des paramètres puits et de confier à des réseaux de neurones l'estimation des paramètres sources (l'efficience climatique) quand l'environnement varie (tomate, chapitre 15). À l'opposé, les mesures traditionnelles effectuées sur les plantes comme les longueurs d'axes, les dimensions des organes ne sont pas pertinentes car elles sont le résultat d'un fonctionnement intégré. La modification des paramètres environnementaux ou l'ablation d'organes pendant la croissance, ont une grande influence sur la taille des organes, alors que les paramètres du système sont peu touchés.

Si ces paramètres sont héritables (Letort *et al.*, 2008), ils peuvent théoriquement entrer dans des schémas de sélection (phénotypage) ou améliorer la conduite des itinéraires culturaux (optimisation des intrants (Wu *et al.*, 2012), des densités de plantation, des éclaircies, des tailles… Ils permettent encore de simuler le fonctionnement d'une plantation agronomique (chapitre 13), voire pour l'image de synthèse la réalisation de paysages fonctionnels (chapitre 17) où la croissance des plantes est conditionnée par les paramètres environnementaux (eau, densité de plantation, etc.)

Un point important est la précision sur les paramètres estimés à partir des échantillons prélevés sur les cimes et les séries organiques afin de pouvoir identifier et séparer les espèces et les variétés. Ceci est du domaine des mathématiques statistiques et fait l'objet de recherche dans le projet Digiplante de l'École centrale de Paris.

L’accumulation des mesures effectuées sur les plantes pour mettre au point les modèles Amap-GreenLab, a produit une importante base de données dont l’obtention a été longue et difficile à constituer au cours des divers projets de recherche qui se sont échelonnés sur le long terme. La base de données ainsi constituée en architecture et croissance végétale, reste une référence utile et utilisable dans le cadre de tout modèle structure fonction, et si les modèles peuvent évoluer, ils devront toujours se confronter à la réalité des mesures pour être validés !

Les développements logiciels autour des modèles de croissance et d’architecture, nécessitent des compétences certaines en mathématiques appliquées, en statistiques et en images de synthèse. Ils nécessitent plusieurs années de mise au point, et la question de leur maintenance est un souci.

Enfin, il faut rappeler que seules les plantes qui ont fait l’objet d’expérimentations agronomiques dans des conditions de cultures contrôlées, peuvent être correctement analysées et simulées par le modèle GreenLab. À l’opposé la forêt « vierge » semble une cible inatteignable tant l’intrication des variétés, des âges chronologiques individuels et de la variabilité de l’environnement spatio-temporel autour des plantes est complexe. Pour l’instant une simulation réussie d’un peuplement végétal dans un environnement contrôlé, ne peut concerner que le cas de plantations équiennes mono spécifiques, ce qui est déjà d’un grand intérêt pour l’agriculture. Il est raisonnable de viser à moyen terme l’application aux cultures associées.

À la fin de cet ouvrage, j’espère que le lecteur verra les plantes qui lui sont proches sous un angle nouveau et les aimera davantage. Il aura compris toute la différence entre les plantes computationnelles de l’agronomie qui visent la production végétale, et les plantes virtuelles de l’image de synthèse qui visent la représentation réaliste des paysages. Aux premières, le fonctionnement des plantations agronomiques, aux secondes, la visualisation de scènes végétales réalistes qui reposent sur le talent des infographistes, sans liaison avec un contenu botanique.

Il existe une beauté dans la qualité des ajustements des séries organiques par le modèle qui montre l’étonnante adéquation de GreenLab à modéliser la croissance des plantes, et qui vaut bien, à mon avis, la splendeur d’un

autre ordre d’une image de synthèse de plante qui repose que sur une belle géométrie et un rendu visuel sophistiqué.

# 中國研究者在發展GreenLab模型方法中的貢獻簡介

# The Chinese contribution to the development of the GreenLab model

1998年，中國科學院自動化研究所中法聯合實驗室（LIAMA）接受了來自于法國國際農業發展中心（Cirad）德力飛（Philippe de Reffye) 博士關于植物生長建模研究的新項目。在法國，由德力飛博士開創而領導的AMAP模型方法已經在圖形學研究領域中享有國際盛譽。基于AMAP模型方法開發的軟件已經能夠基于植物叶元為基本器官單元模擬三維植物構型，然而，AMAP軟件要進行農業中應用，還需要實現包括環境影響因子作用的植物生長過程的模擬，例如光合作用的建模。

1998年至2010年期間德力飛博士与中國科學院自動化研究所胡包鋼博士分別擔任該植物生長建模研究項目在中法實驗室的法方与中方負責人。该项目发展的植物模型方法后来被命名為GreenLab。項目的建立得到了時任中法實驗室中方主任、中國科學院自動化研究所所長馬頌德研究員與法國國立信息與自動化研究院（INRIA）研究主任 Gilles Kahn教授的大力支持。在德力飛博士植物生長建模方面的理論指導下，以及中法兩國各個參與團隊與研究人員的合作工作下，我們共同發展的GreenLab模型方法扎根在中國科學院自動化研究所與中國農業大學已有16年之久。GreenLab模型方法起源于并顯著超越AMAP模型方法。比如，GreenLab模型方法應用了圖模型方式表達植物構型的設計方法。新的設計方法不僅自然地兼容植物構型在空間信息上的表達，由此也大大地有利于用戶理解模型和完成設計任務。并且GreenLab模型合理地簡化并應用了基于過程的傳統作物模型中的關鍵參數，通過顯式數學公式表達了植物生長中“源匯”動態關系。再有，包含“功能與結構”表達的GreenLab植物模型方法通過擬合可測的植物

數據的方式逆向估計模型隱含參數，獲得對植物體生長過程參數化的深刻認知，還可以有效地考察环境因子作用下植物结构與功能之间的耦合關系。

感謝所有來自于不同中國研究機搆參與本課題的學生。特別是超过三十名中國博士研究生圍繞該主題完成了他們的學位工作（Table1）。在他們各自導師（多數包括法方研究人員為聯合指導老師）的指導下，中國的研究生為GreenLab模型方法發展做出了實質性的貢獻。下面列出部份研究生姓名與相關的具體學朮貢獻。還有更多人沒有提及，這并不表明他們的工作不重要。趙星對植物發育模型設計了“雙尺度自動機”方法并開發了“VisualPlant”軟件。該軟件能夠模擬植物學家定義的各種植物搆型，以及多種植物的花序。展志崗應用逆解方法完成了植物生長過程中的模型參數估計。應用他開發的“Cornerfit”軟件實現了對玉米、冬小麥、番茄等單枝作物的參數估計。

嚴紅平與康孟珍分別應用因子分解的方法推導了確定性植物模型與隨機性植物模型中各類器官總數的快速計算公式，由此大大改進了傳統方法的計算效率。康孟珍基于Scilab科學計算平台開發的開放源碼軟件“GreenScilab”實現了對番茄、菊花、黃瓜等植物生長過程中“源匯”動態變化的模擬，其中還包括三維植物體生長形態過程仿真。吳林與齊蕊分別在法國傅里葉大學與巴黎中央理工大學完成博士論文工作，并獲得博士學位。他們的研究內容分別是植物生長中關于灌溉控制策略與蟲害控制策略的優化方法研究。華淨開發的“QingYuan”軟件包含了GreenLab模型方法中最新的進展。該軟件特別適合于實現對復雜結搆樹木的精細時間尺度的仿真。基于圖形學實現植物三維可視化研究工作主要是來自于張曉鵬研究員與MarcJaeger博士的合作成果。GreenLab模型相關研究項目實施期間，得到了來自于法國國際農業發展中心（Cirad）與法國農業研究院（INRA）科學家在北京長期(兩到三年)工作的支持。他們分別是Philippe de Reffye, Frédéric Blaise, Marc Jaeger, Jean-François Barczi, Thierry Fourcaud and Alexia Stockes.

GreenLab模型方法的最早應用歸功於中國農業大學研究團隊基于實際種植作物開展的研究工作。在此同樣列出中國農業大學研究團隊中若干博士研究生的姓名及其他們研究的特定植物。宋有洪與馬韞韜針對玉米作物先后開展了研究工作。董喬雪與楊麗麗則以溫室番茄為研究

對象。鄭邦友與李冬分別考察了水稻與棉花兩種不同作物。王峰與中國林業科學院的國紅分別研究了樹木類對象-松樹。他們的研究工作不僅完善了GreenLab模型方法并且成功地應用到具體植物對象的模擬仿真中。

其間還有來自于該團隊的兩位博士生，馮露與王秀娟分別在法國國際農業發展中心與法國巴黎中央理工大學完成博士論文工作，并獲得博士學位。中法雙方的國際合作同時還強化了中國各個研究部門之間的學朮交流與合作。中方參與合作的部門還擴展到包括中國林業科學院與北京林業大學。在此我特別要列出參與中法雙方國際合作中曾經做關鍵貢獻的中方學者的姓名。

他們分別是中國科學院合肥分院智能機器研究所的熊范綸教授、中國農業大學的王一鳴教授、李保國教授、郭焱教授、張寶貴教授，中國林業科學院的陸元昌教授、雷向東教授，中國農業科學院賀超興研究員，北京林業大學楊剛教授。在法國方面的內部合作，目前是以法國國際農業發展中心Marc Jaeger教授與AMAP團隊的合作仍然持續開展。在法國巴黎中央理工大學，于2003年創建了 Digiplante團隊。在Paul-Henry Cournède教授領導下該團隊持續的與中法實驗室植物生長建模團隊合作，并致力于GreenLab模型方法的不斷完善與發展。該團隊還接收了來自中國的學生為博士研究生。法國國立信息與自動化研究院位于總部Rocquencourt 的 Metalau團隊，在 Maurice Goursat教授的領導下曾經與德力飛教授合作接待了來自于中法聯合實驗室與中國農業大學的博士生為短期學朮訪問。在荷蘭瓦赫寧根大學的Ep Heuvelink教授成功的應用GreenLab模型方法完成了菊花與甜椒生長過程的模擬與仿真。這項成就分別來自于康孟珍博士與馬韫韜博士在該大學博士后的研究貢獻。自2011年起，中法實驗室植物生長建模與可視化研究團隊正式命名為“cPlant”團隊。該團隊的中法雙方負責人分別為康孟珍博士與 Marc Jaeger博士。

2003年，中法實驗室與中國農業大學成功的舉辦了首屆“植物生長建模、仿真、可視化及其應用國際專題會議（PMA03）”。會議中還包括由德力飛教授與張寶貴教授主持的“植物生長建模與仿真講習班”。展志崗博士參加了GreenLab模型的講授工作。參加講習班的人員近百人。該會議有力地推動了植物生長建模與應用為主題的研究以及國際

間學朮交流。在這之后中法雙方于2006年、2009年、以及2012年又成功的合作舉辦了PMA系列會議。不久前“2016年植物功能與結搆建模、仿真、可視化及其應用联合國際大會（FSPMA）”也在中國青島成功舉辦。

通過中法科研合作，我們已經在各種刊物上發表許多研究論文。其中涉及的專業領域包括植物學、農學、應用數學、計算機科學與工程。在植物生長建模研究領域中，GreenLab模型方法已經得到了學界的高度重視與評價。這個學朮榮譽被所有參與該方面研究工作的研究人員及其研究部門通過他們各自的特定貢獻所分享。通過植物生長建模與可視化研究項目，我們共同發展的GreenLab模型方法展示了一個成功的國際合作范例并留下令人難忘的故事。經曆了16年的朋友式的合作，我們共同收獲的遠不只是成功的科研成果，其中還包括其它更多、更為珍贵的友谊。

最后我願意通過介紹“GreenLab”模型方法命名與圖標設計為本節的結語，以表達我們共同的願望與期許。模型方法命名的起因源自于植物生長研究領域中的應用方式。當德力飛教授建議為中法合作發展的新植物生長模型起名后，我本人與2001年給出了包括中英文的命名方案，并完成了圖標的初步設計。該圖標設計的最終版本得到了中國科學院自動化研究所張之益先生的幫助（Fig.）。我選擇了中國兩千年前漢代《長歌行》詩詞開題的“青園”為中文名字，英文為GreenLab。中國古人佚名作者留下了這段吟誦植物生長的優美詩句（Table），表達了先人對“植物-綠色-雨露-陽光-萬物-生命”引發出來的無窮美感與美好家園的期許。當人類邁入新千年時，面臨全球性的挑戰是生態惡化愈演愈烈，諸如空氣質量下降、自然資源短缺。我們致力于GreenLab模型方法是一種開放式的合作模型平台，能夠為不同國家和不同研究領域的研究者共同合作而發展。我們相信在德力飛教授與我本人退休之后，GreenLab模型方法將繼續完善和進步。通過它，研究者能夠揭示出植物世界中更為深刻的規律，以及在農林領域中發展出更多的實際應用。

胡包鋼HU BaoGang

**Table 1.** Name source of GreenLab from a Chinese ancient poem and its English translation.

| | |
|---|---|
| 《长歌行》 | *"Long-song Lay"* |
| - 汉乐府 | - Royal Conservatory Songs |
| 青青园中葵， | *Green are the garden mallows! Soon* |
| 朝露待日晞。 | *The morning dews will be a-drying.* |
| 阳春布德泽， | *Though wide the blithe Spring shed his boon,* |
| 万物生光辉。 | *A radiant world revivifying.* |
| 作者：佚名 | Author(s): unknown. Translator: John A. Turner |



# Références citées

# A – B – C

Allen M.-T., Prusinkiewicz P., DeJong T.-M., 2005. Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. *New Phytologist*, 166 (3) : 869-880.

Aono M., Kunii T.-L., 1984. Botanical Tree Image Generation. *IEEE Computer Graphics and Applications*, 4(5) : 10-34

Arbenz K., Wohlhauser A., 1986. *Analyse numérique*. PPUR, Presses polytechniques.

Atger C., Edelin C., 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany*, 72(7) : 963-975.

Baey C., 2014. Modélisation de la variabilité inter-individuelle dans les modèles de croissance de plantes et sélection de modèles pour la prévision. Thèse de doctorat de l'École centrale de Paris. 170 p.

Baey C., Didier A., Lemaire S., Maupas F., Cournède P.-H., 2014. Parametrization of five classical plant growth models applied to sugar beet and comparison of their predictive capacities on root yield and total biomass. *Ecological Modelling*, 290 : 1120.

Baey C., Trevezas S., Cournède P.-H., 2014. A nonlinear mixed effects model of plant growth and estimation via stochastic variants of the EM algorithm. *Communications in Statistics-Theory and Methods*, 45(6) : 1643-1669.

Bao G.-B., Li H., Zhang X.-P., Che W.-J., Jaeger M., 2011. Realistic real-time rendering for large-scale forest scenes. In : *Proceedings of 1st International Symposium on VR innovation ISVRI*. 1st International Symposium on VR innovation ISVRI, 19-20/03/2011, Singapore, p. 217-223.

Bao G.-B., Zhang X.-P., Che W.-J., Jaeger M., 2010. Billboards for Tree Simplification and Real-time Forest Rendering. *In* : Li B.-G., Jaeger M. and Guo Y. (Eds). 2010. *Proceedings of Plant growth Modeling, and their Applications* (*PMA09*). Beijing, China, November 9-13, IEEE CPS, p. 433-440.

Barczi J.-F., de Reffye P., Caraglio Y., 1997. Essai sur l'identification et la mise en œuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale : le logiciel AMAPsim. In : Bouchon J., de Reffye P., Barthélémy D., éds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris, Éditions Inra, Sciences Update, p. 255-423.

Barczi J.-F., Rey H., Caraglio Y., de Reffye P., Barthélémy D., Dong Q., Fourcaud T., 2008. AmapSim: an integrative whole-plant architecture simulator based on botanical knowledge. *Annals of Botany*, 101(8) : 1125-1138.

Barthélémy D., 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica*, 39 : 309-323.

Barthélémy D., Caraglio Y., 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99(3) : 375-407.

Barthélémy D., Caraglio Y., Costes E., 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In : Bouchon J, de Reffye P, Barthélémy D., éds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris, Éditions Inra, Sciences Update, p. 89-136.

Basten C.-J., Weir B.-S., Zeng Z.-B., 2005. *QTL Cartographer v1.17*. North Carolina State University.

Baudouin L., Schwendiman J., de Reffye P., Pallares P., 1984. Principes de l'analyse de la fertilité femelle chez l'hybride F1 de palmier à huile *Elaeis melanococca*, *Elaeis guineensis* et chez les espèces parentales. Modèle probabiliste et interprétation biologique. *Agronomie*, 4(9) : 861-869.

Behrendt S., Colditz C., Franzke O., Kopf J., Deussen O., 2005. Realistic realtime rendering of landscapes using billboard clouds. In : *Proceedings of Eurographics 2005*, p. 507-516.

Blaise F., de Reffye P., 1994. Simulation de la croissance des arbres et influence du milieu : le logiciel AMAPpara. In : Tankoano, J. (Ed). *CARI'94*, *2ème colloque africain sur la recherche en informatique*, Ouagadougou, Burkina Faso. Paris, Orstom Éditions, p. 61-75.

Blaise F., Houllier F., de Reffye P., 1996. Simulation of tree architecture and growth in a forest stand: AMAPpara software. In : Nepveu, G. (Ed). *Proceedings of Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation softwares*, 1st IUFRO WP S5.01-04 Workshop. Hook, Suède, p. 46-55.

Bloomenthal J., 1985. Modeling the mighty maple. In : *Proceedings of the 12th annual conference on Computer graphics and interactive techniques* (SIGGRAPH 85). ACM, New-York, p. 305-311.

Borianne P., Brunel G., 2012. Automated valuation of leaves area for large-scale analysis needing data coupling or petioles deletion. In : *The Fourth International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications* (*PMA12*) *Proceedings*, Shanghai, China, 31 October-3 November 2012. Beijing. IEEE Press, p. 50-57.

Bosanac B., Zanchi P., 2005. Onyx TREE Professional.

Brisson N., Mary B., Ripoche D., Jeuffroy M. H., Ruget F., Nicoullaud B., Richard G., Beaudoin N, Recous S, Tayot X, Plénet D, Cellier P, Machet J.-M., Meynard J.-M., Delécolle R., 1998. STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie*, 18(5-6) : 311-346.

Buis R., Barthou H., 1984. Relations dimensionnelles dans une série organique en croissance chez une plante supérieure. *Rev. Biomath.*, 85 : 1-19

Caraglio Y., Pimont F., Rigolot E., 2007. *Pinus halepensis* Mill. Architectural analysis for fuel modelling. Proc. Int. Workshop MEDPINE, p. 43-59.

Castel T., Baudoin A., Floury N., Le Toan T., Caraglio Y., Barczi J.-F., 2001. Deriving forest canopy parameters for backscatter models using the AMAP architectural plant model. *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions on*, 39(3) : 571-583.

Chavaneau C., 1989. Modélisation de la croissance et de l'architecture de l'Abricotier (*prunus armeniaca L.*) D.A.A., spécialité : Agronomie méditerranéenne. Montpellier, ENSA. 77 p.

Chelle M., 1997. Développement d'un modèle de radiosité mixte pour simuler la distribution du rayonnement dans les couverts végétaux. Thèse de doctorat de l'Université de Rennes. 154 p.

Chelle M., Andrieu B., 1998. The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecological Modelling*, 111(1) : 75-91.

Chen X.-J., Neubert B., Xu Y.-Q., Deussen O., Kang S.-B., 2008. Sketch-based tree modeling using Markov random field. *ACM Trans*. *Graph*, 27(5-109), 9 p.

Cheng Z.-L.; Zhang X.-P., Chen B.-Q., 2007. Simple reconstruction of tree branches from a single range image. *Journal of Computer Science and Technology*, 22(6) : 846-858.

Chew Y.-H, Wenden B., Flis A., Mengin V., Taylor J., Davey C.L., Tindal C., Thomas H., Ougham H.-J., de Reffye P., Stitt M., Williams M., Muetzelfeldt R., Halliday K.-J., Millar A.-J., 2014. Multiscale digital Arabidopsis predicts individual organ and whole-organism growth. *PNAS*, 111(39) : E4127-E4136; published ahead of print September 2, 2014, doi:10.1073/pnas.1410238111

Christophe A., Letort V., Hummel I., Cournède P. H., de Reffye P., Lecœur J., 2008. A model-based analysis of the dynamics of carbon balance at the

whole-plant level in Arabidopsis thaliana. *Functional Plant Biology*, 35(11) : 1147-1162.

Cilas C., Mississo E., Dufour B., Amefia Y.-K., 1987. Étude des variations de la pollinisation naturelle du cacaoyer au Togo. Influence sur le remplissage en graines des cabosses. *Café Cacao Thé*, 31 : 283-290.

Costes É., 1988. Analyse architecturale et modélisation du Litchi (*Litchi chinensis Sonn*.) Contribution à l'étude de son irrégularité de production. L'Ile de la Réunion, Thèse de doctorat. Université de Montpellier. 210 p.

Costes É., 1990. Modélisation de l'architecture de l'hévéa. Rapport scientifique Cirad-Irca.

Costes É., de Reffye P., 1990. *Modélisation de l'architecture de 3 clones d'hévéa, rapport de convention*. Montpellier, France : Cirad-Irca et Cirad-Gerdat, Laboratoire de Modélisation, 47 p.

Coudurier T., Barczi J.-F., Barthélémy D., De Reffye P., 1993. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Eucalyptus hybride Saligna en plantation au Congo. (Rapport ATP n° 37/93). Montpellier. Cirad-Gerdat, 28 p.

Cournède P.-H., Chen Y., Wu Q., Baey C., Bayol B., 2013. Development and evaluation of plant growth models: Methodology and implementation in the Pygmalion platform. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 8(4) : 112-130.

Cournède P.-H., Guyard T., Bayol B., Griffon S., De Coligny F., Borianne P., De Reffye P., 2010. A forest growth simulator based on functional-structural modelling of individual trees. *In* : Li B.-G., Jaeger M. and Guo Y. (Eds). 2010. *Proceedings of Plant growth Modeling, and their Applications* (*PMA09*). Beijing, China, November 9-13, IEEE CPS, p 34-41.

Cournède P.-H., Kang M.-Z., Mathieu A., Barczi J.-F., Yan Y.-P., de Reffye P., 2006. Structural factorization of plants to compute their functional and architectural growth. *Simulation-Transactions of The Society for Modeling and Simulation International*, 82(7): 427-438.

Cournède P.-H., Letort V., Mathieu A., Kang M.-Z., Lemaire S., Trevezas S., Houllier F., de Reffye P., 2011. Some parameter estimation issues in functional-structural plant modelling. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 6(02) : 133-159.

Cournède P.-H., Mathieu A., Houllier F., Barthélémy D., de Reffye P., 2008. Computing competition for light in the GreenLab model of plant growth: a contribution to the study of the effects of density on resource acquisition and architectural development. *Annals of Botany*, 101(8) : 1207-1219.

# D – E – F


Dabadie P., Reffye P. de, Dinouard P., 1991. Modelling bamboo growth and architecture: *Phyllostachys viridi-glaucescens*. *Journal of the American Bamboo Society*, 8 (1-2) : 65-79.

Dauzat J., Clouvel P., Luquet D., Martin P., 2008. Using Virtual Plants to Analyse the Light-foraging Efficiency of a Low-density Cotton Crop. *Annals of Botany*, 101(8) : 1153-1166.

Daviero V., Meyer-Berthaud B., Lecoustre R., 1996. A morphometric approach to the architecture and ontogeny of the extant sphenopsid Equisetum telmateia Ehrh. *International Journal of Plant Science*, 157(5) : 567-581.

Daviero V., Meyer-Berthaud B., Lecoustre R., 2000. Computer simulation of sphenopsids architecture. I.Principles and methodology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 109 : 121-134.

De Reffye P., 1974. Le contrôle de la fructification et de ses anomalies chez les *Coffea arabica*, *robusta* et leurs hybrides « Arabusta ». *Café Cacao Thé*, 18(4) : 237-254.

De Reffye P., 1979. Modélisation de l’architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l’effet de la pesanteur. Application au Coffea robusta. Thèse de doctorat, Université Paris Sud Orsay, 195 p.

De Reffye P., 1981. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l’architecture du caféier Robusta. 1ère partie. Étude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé*, 25(2) : 83-104.

De Reffye P., 1981. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l’architecture du caféier Robusta. 2ème partie. Étude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. *Café Cacao Thé*, 25(2) : 219-230.

De Reffye P., 1999. Calibration of a hydraulic architecture-based growth model of cotton plants. *Agronomie*, 19(3-4) : 265-280.

De Reffye P., Cognée M., Jaeger M., Traore B., 1988. Modélisation stochastique de la croissance et de l'architecture du cotonnier. 1. Tiges principales et branches fructifères primaires. *Coton et Fibres Tropicales*, 43(4): 269-291.

De Reffye P., Dinouard P., Barthélémy D., 1991. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) *Makino* (Ulmaceae) : la notion d'axe de référence. Comptes Rendus du 2^e^ Colloque international sur l'arbre, Montpellier, 10-15 Septembre 1990. *Naturalia Monspeliensia*, Hors-Série : 251-266.

De Reffye P., Edelin C., Jaeger M., Blaise F., Fournie G., Bree Lefebvre V., 1987. L'arbre et l'ordinateur. In : *Pleasure of landscape*, IFLA World Congress. 14, 1987/09/01-04, Paris, France IFLA, p. 198-201.

De Reffye P., Elguero E., Costes E., 1991. *Growth units construction in trees: a stochastic approach*. In : 9th Seminar of the Theoritical Biology School, Solignac, France, 21-23/09/1989, p. 325-342.

De Reffye P., Fourcaud T., Blaise F., Barthélémy D., Houllier F., 1997. A functional model of tree growth and tree architecture. *Silva Fennica*, 31(3) : 297-311.

De Reffye P., Houllier F., Blaise F., Barthélémy D., Dauzat J., Auclair D., 1995. A model simulating above- and below-ground tree architecture with agroforestry applications. IUFRO World Congress. 20, 1995-08-06/1995-08-12, Tampere, Finland. *Agroforestry systems*, 30(1-2) : 175-197.

De Reffye P., Hu B.-G, 2003. Relevant qualitative and quantitative choices for building an efficient dynamic plant growth model: GreenLab case. In : Hu BG, Jaeger M (Eds). *Plant growth modelling and applications* (*PMA03*), *Proceedings of the 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Their Applications*. Tsinghua University Press, Springer, p. 87-107.

De Reffye P., Jaeger M., 2013. Modèles mathématiques du développement et de la croissance de l'architecture des plantes. Le cas du modèle GreenLab. In : Eds. Franck Varenne & Marc Silberstein. *Modéliser & simuler : épistémologies et pratiques de la modélisation et de la simulation*. (Tome 1, volume 2). Paris, Éditions Matériologiques, p. 625-658, (Sciences &, Philosophie).

De Reffye P., Jaeger M., Cournède P.-H, 2008. Le monde végétal. In : Comité International des Jeux Mathématiques (Ed). *Maths Nature Express*. Paris, CILM, p. 26-35.

De Reffye P., Jaeger M., Edelin C., Françon J., Puech C., 1988. Plant models faithful to botanical structure and development. In: *Computer Graphics, Siggraph 1988*, 22(4) : 151-158.

De Reffye P., Kang M.-Z., Hua J., Auclair D., 2012. Stochastic modelling of tree annual shoot dynamics. *Annals of Forest Science*, 69 : 153-165

De Reffye P., Parvais J.-P., Mossu G., Lucas P., 1978. Influence des aléas de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Modèle mathématique et simulation. *Café Cacao Thé*, 22(4) : 251-274.

De Witt C.-T., 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. *Plant Physiology*, 23 : 169-187.

Decoret X., Durand F., Sillion F.-X., Dorsey J., 2003. Billboard clouds for extreme model simplification. In : John C. Hart, editor. Proceedings of the 2003 ACM SIGGRAPH Annual Conference on Computer Graphics and Interactive Techniques (SIGGRAPH-03). *ACM Transactions on Graphics*, 22(3) : 689-696.

Deng Q.-Q., Zhang X-P.., Gay S., Lei X.-D., 2007. Continuous lod model of coniferous foliage. *International Journal of Virtual Reality*, 6(4) : 77-84.

Deng Q.-Q., Zhang X.-P., Lei X.-D., Jaeger M., 2007. Fast Forest Visualization on Hierarchical Images and Visibility, Proceedings of FSPM2007, the 5th International Workshop on Functional Structural Plant Models, november 4-9, 2007, Napier, New Zealand.

Deng Q.-Q., Zhang X.-P., Yang G., Jaeger M., 2010. Multiresolution foliage for forest rendering. *Computer Animation and Virtual Worlds*, 21(1) : 1-23.

Deussen O., Lintermann B., 1997. A modelling method and user interface for creating plants. In : *Proceedings of Graphics Interface 97*. Morgan Kaufmann Publishers, p. 189-197.

Deussen O., Lintermann B., 2005. *Digital design of nature: computer generated plants and organics*. Springer, Berlin, 295 p.

Diao J., De Reffye P., Lei X.-D., Guo H., Letort V., 2012. Simulation of the topological development of young eucalyptus using a stochastic model and sampling measurement strategy. *Computers and electronics in agriculture*, 80(1) : 105-114.

Dinouard P., de Reffye P., Jaeger M., 1987. Modélisation et simulation de l'architecture de l'hévéa. *Revue Générale des Caoutchoucs et Plastiques*, 64(673) : 53-55.

Dong L., Letort V., de Reffye P., Zhan Z.-G., 2010. Modeling branching effects on source-sink relationships of the cotton plant. *In* : Li B.-G., Jaeger M., Guo Y. *The Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications* (PMA 09), 9-13 november 2009, Beijing, China. Los Alamitos, IEEE Computer Society, 293-302.

Dong Q.-X., Louarn G., Wang Y.-M., Barczi J.-F., de Reffye P., 2008. Does the structure function model GreenLab deal with crop phenotypic plasticity induced by plant spacing? A case study on tomato. *Annals of Botany*, 101(8) : 1195-1206.

Dong Q.-X., Wang Y.-M., Yang L., Barczi J.-F., de Reffye P., 2007. GreenLab-tomato: a 3D architectural model for tomato development. *New zealand journal of agricultural research*, 50 : 1229-1233.

Dreyfus P., 1993. Modelling Austrian black pine response to silvicultural practices in the South East of France. In : Burkhart HE, Gregoire TG, Smith JL (eds). *Proc IUFRO S4.01 conf "Modelling stand response to*

*silvicultural practices”*. Publ FWS-1-93, Virginia Polytech Inst and State Univ, Blacksburg, p. 5-18.

Edelin C., de Reffye P., Jaeger M., Dinouard P., 1989. La simulation de l’architecture des arbres et son rôle potentiel dans la conception et la gestion des paysages urbains. *Revue Forestière Française*, numéro spécial 41 : 143-153.

Edelsbrunner H., Mücke E.-P., 1994. Three-dimensional alpha shapes. *ACM Transactions on Graphics*, 13(1) : 43-72

Edmeades G. O., Daynard T.B., 1979. The development of plant-to-plant variability in maize at different planting densities. *Canadian Journal of Plant Science*, 59(3) : 561-576.

Eichhorn F., 1904. Relationships between dominant height and stand volume. *All*. *Forst Jagd*, *80* : 45-49.

El Homazi M. A., Zirari A., Dollé V., Dauzat J., Jaeger M., Lecoustre R., Oihabi A., 2000. Modeling of the architecture of the date palm. Methodology and applications. In : *Date palm international symposium*, Sam Nujoma (Ed.),Windhoek, Namibia, 22-25/03/2000, p. 45-46.

Eschenbach C., 2005. Emergent properties modelled with the functional structural tree growth model ALMIS: computer experiments on resource gain and use. *Ecological Modelling*, 186 : 470-488.

Eyrolles G., 1986. Synthèse d’’images figuratives d’arbres par des méthodes combinatoires. Thèse Université de Bordeaux I.

Falque M., Vincent A., Vaissière E. *et al*., 1995. Effect of pollination intensity on fruit and seed set in cacao (*Theobroma cacao* L.). *Sexual Plant Reproduction*, 8(6) : 354-360.

Fan X.-R., Kang M.-Z., Heuvelink E., de Reffye P., Hu B.G., 2015. A knowledge-and-data-driven modeling approach for simulating plant growth: A case study on tomato growth. *Ecological Modelling*, 312 : 363-373.

Feng L., De Reffye P., Dreyfus P., Auclair D., 2012. Connecting an architectural plant model to a forest stand dynamics model—application to Austrian black pine stand visualization. *Annals of forest science*, 69(2) : 245-255.

Feng L., Mailhol J.-C., Rey H., Griffon S., Auclair D., De Reffye P., 2014. Comparing an empirical crop model with a functional structural plant model to account for individual variability. *European Journal of Agronomy*, 53 : 16-27.

Feng L., Mailhol J.-C., Rey H., Griffon S., Auclair D., de Reffye P., 2010. Combining a process based model with a functional structural plant model for production partitioning and visualization. In : *Proceedings of 6th International Workshop on Functional-Structural Plant Models* (FSPM).

Feng L., Rey H., Mailhol J.-C., Kang M.-Z., de Reffye P., 2013. Concept and calibration of virtual wheat including stochastic tillering. In : Eds. Risto Sievänen, Eero Nikinmaa, Christophe Godin, Anna Lintunen, Pekka Nygren. *Proceedings of the 7th International Conference on Functional-Structural Plant Models* (FSPM2013), Saariselkä, Finland, 9-14 June 2013. Vantaa : Finnish Society of Forest Science, p. 279-281.

Fernández I.-G., 2007. Generation and interactive visualization of 3D vegetation. Master Thesis, Computing University of Girona.

Fourcaud T., 1995. Analyse du comportement mécanique d’une plante en croissance par la méthode des éléments finis. Thèse de 3$^{e}$ cycle en mathématiques appliquées, Université de Bordeaux, 148 p.

Fourcaud T., Blaise F., Barthélémy D., Houllier F., de Reffye P., 1997. A physiological approach for tree growth modelling in the software AMAPpara. Nepveu, G. (Ed). *Proceedings of 2nd Workshop Connection between sivliculture and wood quality through modelling approaches and simulation software* (WP S5.01.04), 25-30/08/1996, Berg-en Dal, Afrique du Sud, p. 321-334.

Fourcaud T., Blaise F., de Reffye P., Lac P., 1998. Une approche fonctionnelle pour la simulation de la croissance d’arbres fruitiers : le

logiciel AmapPara. In : *Architecture et modélisation en arboriculture fruitière*, Montpellier, 5-6/03/1998, p. 307-316.

Fourcaud T., Blaise F., Lac P., Castera P., de Reffye P., 2003. Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees II. Implementation in the Amappara software and simulation of tree growth. *Trees - Structure and Function*, 17(1) : 31-39.

Fournier C., Andrieu B., 1998. A 3D architectural and process-based model of maize development. *Annals of Botany*, 81(2) : 233-250.

Fournier C., Andrieu B., 1999. ADEL-maize: an L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomie*, 19(3-4) : 313-327.

Fournier D., 1989. Modélisation de la croissance et de l'architecture du Merisier (*prunus avium L.*) DAA spécialité : Agronomie méditerranéenne. Montpellier, ENSA. 77 p.

Françon J., 1990. Sur la modélisation informatique de l'architecture et du développement des végétaux. Centre de recherche en informatique. In : 2ème colloque international « L'Arbre » Montpellier: Institut de Botanique, (Naturalia Monspeliensia, Hors-Série), 1991.

Frankin, P., 1972. Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. *Cahiers ORSTOM Série*. *Biologie*, n°17 : 3-21.

# G – H – I

Gang Y., Cao W.-Q., Liu D.-X., Kang M.-Z., Letort V., Xing M.-J., Huang X.-Y., 2011. Growth and development simulation based on functional-structural model GreenLab for poplar (*Salicaceae*). *African Journal of Agricultural Research*, 6(13) : 3071-3077.

Gardner Y, Geoffrey Y., 1984. Simulation of natural scenes using textured quadric surfaces. In : Hank Christiansen (Ed.). *Proceedings of the 11th annual conference on Computer graphics and interactive techniques (SIGGRAPH 84)*. ACM, New York, p. 11-20.

Gideon E. Schwarz, 1978. Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics*, 6(2)2 : 461-464.

Gilet G., Meyer A., Neyret F., 2005. Point-based rendering of trees. In : Galin E., Poulin P. (Eds.). *Proceedings of the First Eurographics Conference on Natural Phenomena* (*NPH 05*). Eurographics Association, Aire-la-Ville, Switzerland, p. 67-73.

Godin C., 2000. Representing and encoding plant architecture: a review. *Annals of Forest Science*, 5-6(57) : 413-438.

Godin C., Costes É., Caraglio Y. (1997). Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. 1997. *Silva Fennica*, 31(3) : 355-366.

Godin C., Guédon Y., Costes E., Caraglio Y., 1997. Measuring and analysing plants with the AMAPmod software. In : Marek T. Michalewicz, eds., *Advances in computational life sciences: Plants to ecosystems*. CSIRO, Australia, 1997, p. 53-84.

Goethe (von) J.-W., 1790. *La métamorphose des plantes*. Traduction de Bideau, H., 1975, Éditions Triades, Paris.

Griffon S., Auclair D., 2009. Visualising changes in agricultural landscape. In : Van Ittersum M.K., Wolf J., Van Laar H.H. (Eds). *Proceedings of*

*AgSAP*, Egmond aan Zee, The Netherlands. Wageningen University and Research Centre, 10-12 March 2009, p. 296-297.

Griffon S., de Coligny F., 2012. AMAPstudio: a Software Suite for Plants Architecture Modelling. In : *Proceedings of Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications* (PMA12), Shanghaï, 31 Oct - 3 Nov 2012. IEEE press, p. 141-147.

Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C., 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In: Kurmann MH, Hemsley AR eds. *The evolution of plant architecture*. Kew: Royal Botanic Gardens, p. 109-122.

Guédon, Y., Heuret, P., Costes, E., 2003. Comparison methods for branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology*, 225(3), :301-325.

Guimberteau G., Mérillou S., Terraz O., 2004. Simulation de la croissance interne de bois basée sur des subdivisions de volumes. In : *Journées de l'Association Française d'Informatique Graphique*. AFIG 2004.

Guo H., Letort V., Hong L.-X., Fourcaud T., Cournède P.-H., Lu Y.-C., de Reffye P., 2007. Adaptation of the GreenLab model for analyzing sink-source relationships in Chinese Pine saplings. *In* : T. Fourcaud and X. P. Zhang. *Second International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*, PMA06, Beijing, China, November 13-17, 2006. Los Alamos, IEEE Computer Society, p. 236-243.

Guo Y.., Ma Y.-T., Zhan Z.-G., Li B.-G., Dingkuhn M., Luquet D., De Reffye P., 2006. Parameter optimization and field validation of the functional–structural model GreenLab for maize. *Annals of botany*, 97(2) : 217-230.

Hallé F, Martin R., 1968. Étude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis*. *Adansonia*, Série 2(8) : 475-503.

Hallé F., Oldeman R.-A.-A., Tomlinson P.-B.,1978. *Tropical Trees and Forests*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 441p.

Heckbert P., 1989. Fundamentals of texture mapping and image warping. Master thesis (technical report no. ucb/csd 89/516), University of California, Berkeley.

Heuvelink E., 1995. Dry matter production in a tomato crop: measurements and simulation. *Annals of Botany*, 75(4) : 369-379.

Heuvelink E., 1996a. Dry matter partitioning in tomato: validation of a dynamic simulation model. *Annals of Botany*, 77(1) : 71-80.

Heuvelink E., 1996b. Re-interpretation of an Experiment on the Role of Assimilated Transport Resistance in Partitioning in Tomato. *Annals of Botany*,78(4) : 467-470.

Heuvelink E., 1999. Evaluation of a dynamic simulation model for tomato crop growth and development. *Annals of Botany*, 83(4) : 413-422.

Hirotugu A., 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle ». In: *Second International Symposium on Information Theory*, p. 267-281

Honjo T., Lim E., 2001. Visualization of landscape by VRML system. *Landscape and Urban Planning*, 55 : 175-183.

Honjo T., Umeki K., Lim E., Wang D.-H, Yang P.-A, Hsieh H.-C., 2009. Landscape Visualization on Google Earth. In *: Proceedings of the 2009 Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization, and Applications (PMA 09)*. IEEE Computer Society, Washington-DC, p. 445-448.

Horton R.-E., 1945. Erosioned development of systems and their drainage basins, hydrophysical approach to quantitative morphology. *Bulletin of Geol. Soc. America*, 56 : 275-370.

Houllier F., Leban J.-M., Colin F. 1995. Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce. *For. Ecol. Manage.*, 74 : 91-102.

Hua J., Kang M.-Z., 2011. Functional tree models reacting to the environment. ACM SIGGRAPH 2011 Posters. Vancouver, British Columbia, Canada, ACM.

Hua J., Kang M.-Z., 2011. Management of Crop Pruning Assisted by Computational Experiment In : *2011 International Conference on Agricultural and Biosystems Engineering*.

Hua J., Kang M.-Z., De Reffye P., 2011. An Interactive plant pruning system based on GreenLab model: Implementation and case study. In *Computer Science and Automation Engineering (CSAE), 2011 IEEE International Conference on* (Vol. 4, pp. 185-188). IEEE.

# J – K – L

Jaeger M., 1987. Représentation et simulation de croissance des végétaux. Thèse doctorat en informatique. Strasbourg ; Université Louis Pasteur, 156 p.

Jaeger M., 2012. Enhancing computer generated natural scenes using quick and dirty image based recipes. In : *Proceedings of Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA12)*, Shanghaï, 31 Oct - 3 Nov 2012. IEEE press, p. 164-171.

Jaeger M., de Reffye P., 1991. Le logiciel AMAP: un outil de simulation et de représentation des végétaux. In : de Reffye P., Jaeger M. (Eds). *L'informatique scientifique dans l'enseignement de la biologie et de la géologie au lycée : actes du colloque*. Paris, Institut National de la Recherche Pédagogique, p. 243-248 (Colloque Technologies Nouvelles et Education).

Jaeger M., de Reffye P., 1992. Basic concepts of computer simulation of plant growth. *Journal of Biosciences*, 17(3) : 275-291.

Jaeger M., Jia J.-Y., Zhang X.-P., Griffon S., 2010. VR Web based tree and vegetation representations for environmental applications and studies, an example on ChongMing Island. In : *LandMod 2010*: International Conference on Integrative Landscape Modelling, Montpellier, February 3-5, 2010, 8 p.

Jaeger M., Sun R.-X., Jia J.-Y, le Chevalier V., 2010. Efficient virtual plant data structure for visualization and animation. In : *Proceedings of IADIS International Conferences Computer Graphics, Visualization, Computer Vision and Image Processing 2010*, MCCSIS 2010 Freiburg, Germany, July 27-29, 2010 IADIS, p. 65-75.

Jaeger M., Teng J., 2003. Tree and Plant volume imaging. An introductive study towards voxelized functionnal landscapes. Proceedings of PMA03, Beijing October 2003. p. 169-181

Jakulin A., 2000. Interactive vegetation rendering with slicing and blending. In : *Proceedings of the Eurographics 2000 Conference-Short Presentations*, p. 273-282.

Janey N., 1992. Modélisation et synthèse d'images d'arbres et de bassins fluviaux associant méthodes combinatoires et plongement automatique d''arbres et cartes planaires. Thèse en automatique et informatique de l'université de Franche-Comté, 321 p.

Jeuffroy M.-H., Bergez J. E., David C., Flénet F., Gate P., Loyce C., Surleau-Chambenoit C., 2008. Utilisation des modèles pour l'aide à la conception et à l'évaluation d'innovations techniques en production végétale: bilan et perspectives. *Agronomie*, 18 : 311-346.

Johnson N., Kotz S. 1969. *Discrete distributions*. John Wiley & Sons.

Jones C.-A., Kiniry J.R., 1986. (eds.). CERES-Maize, a simulation model of maize growth and development. Texas A&M University Press, College Station, 194 p.

Jourdan C., Rey H., 1997. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil*, 189 : 33-48.

Jourdan C., Rey H., 1997. Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil*, 190(2) : 235-246.

Jullien A., Mathieu A., Allirand J.-M., Pinet A., de Reffye P., Cournède P.-H., Ney B., 2011. Characterization of the interactions between architecture and source-sink relationships in winter oilseed rape (*Brassica napus*) using the GreenLab model. *Annals of Botany*, 107(5) : 765-779

Kang M.-Z., Cournède P.-H., de Reffye P., Auclair D**.,** 2008. Analytical study of a stochastic plant growth model: application to the GreenLab model. *Mathematics and Computers in Simulation*, 78(1) : 57-75

Kang M.-Z., Cournède P.-H., Le Roux J., de Reffye P., Hu B.-G., 2004. Theoretical study and numerical simulation of a stochastic model for plant

growth. CARI04, Tunisia.

Kang M.-Z., Cournède P.-H., Quadrat J.-P., de Reffye P., 2007. A stochastic language for plant topology. In : Fourcaud, T., Zhang, X. P. (Eds). *Proceedings*. *Second International Symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and applications*, PMA06, 13-17 november 2006, Beijing, P.R. China. Los Alamitos, IEEE Computer Society, 34-39 p.

Kang M.-Z., de Reffye P., Barczi J.-F., 2003. Fast algorithm for stochastic 3D tree computation and forest simulation. In: *11th International Conference in Central Europe on Computer Graphics, Visualization and Computer Vision'2003*. Plzen - Bory, Czech Republic, 3-7/02/2003.

Kang M.-Z., de Reffye P., Heuvelink E., 2010. Modelling growth of inflorescence. *In*: Li B.-G., Jaeger M. and Guo Y. (Eds). 2010. *Proceedings of Plant growth Modeling, and their Applications* (*PMA09*). Beijing, China, November 9-13, IEEE CPS, p. 311-310.

Kang M.-Z., Evers J.-B., Vos J., de Reffye P., 2008. The derivation of sink functions of wheat organs using the GreenLab Model. *Annals of Botany*, 101(8) : 1099-1108.

Kang M.-Z., Heuvelink E., Carvalho S.-M., de Reffye P., 2012. A virtual plant that responds to the environment like a real one: the case for chrysanthemum. *New Phytologist*, 195(2) : 384-395.

Kang M.-Z., Heuvelink E., de Reffye P., 2006. Building virtual chrysanthemum based on sink-source relationships: preliminary results. In : *III International Symposium on Models for Plant Growth, Environmental Control and Farm Management in Protected Cultivation*, 718, p. 129-136.

Kang M.-Z., Heuvelink E., Susana M.-P., Carvalho S.-M., de Reffye P., 2012. A virtual plant that responds to the environment like a real one: the case for chrysanthemum. *New Phytologist*, 195(2) : 384-395.

Kang M.-Z., Hua J., de Reffye P., Corpetti T., 2012. *Reconstructing LAI Series by Filtering Technique and a Dynamic Plant Model*. INTECH Open Access Publisher.

Kang M.-Z., Qi R., de Reffye P., Hu B.-G., 2006. GreenScilab:A toolbox simulating plant growth in the Scilab environment. In : *8th Middle Eastern Simulation Multiconference*, 174-178, Alexandria, Egypt, 2006.

Kang M.-Z., Qi R., de Reffye P., Hu B.-G., 2005. Cultivating virtual plant. *In* : Kang M.-G., Hu B-G. and Qi R. *SCILAB Research, Development and Applications*. Beijing, Tsinghua University Press, Springer, 167-181.

Kang M.-Z., Qi R., de Reffye P., Hu B.-G., 2009. GreenScilab: A toolbox simulating virtual plants in the Scilab Environment. 2009 IEEE International Workshop on Open-source Software for Scientific Computation (OSSC 2009).

Kang M.-Z., Yang L.-L., Zhang B.-G., de Reffye P., 2011. Correlation between dynamic tomato fruit-set and source sink ratio: a common relationship for different plant densities and seasons? *Annals of Botany*, 107(5) : 805-815

Kawaguchi Y., 1982. A morphological study of the form of nature. *SIGGRAPH Comput*. *Graph*., 16(3) : 223-232.

Keating B.-A., Carberry P.-S., Hammer G.-L., Probert M.-E., Robertson M.-J., Holzworth D., McLean G., 2003. An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *European Journal of Agronomy*, 18(3) : 267-288.

Kennedy J., Eberhart R., 1995. Particle swarm optimization. In: *Proceedings of the IEEE International Conference on Neural Networks*, Piscata way, NJ, IEEE Press, p. 1942-1948

Kharlamov A., Cantlay I, Stepanenko Y., 2008. Chapter 4. Next-generation SpeedTree rendering. In : Nguyen H. (Eds). *GPU Gems 3*. Canada, Addison-Wesley, p. 69-92.

Kurth W., Sloboda B., 1997. Growth grammars simulating trees - an extension of L-systems incorporating local variables and sensitivity. *Silva Fennica*, 31 : 285-295.

Kurth W., 1994. Morphological models of plant growth: possibilities and ecological relevance. *Ecological Modelling*, 75 : 299-308.

Le Chevalier V., Jaeger M., Mei X., Cournède P.-H., 2007. Simulation and visualisation of functional landscapes: effects of the water resource competition between plants. *Journal of computer science and technology*, 22(6) : 835-845.

Leban J.-M., Houllier F., Goy B., Colin F., 1991. La qualité du bois d'épicéa commun en liaison avec les conditions de croissance. *Forêt Entreprise*, 80 : 13-26.

Lecoustre R., de Reffye P., 1984. Contribution to an integrated control of *Coelaenomenodera minuta* Uh., main pest of *Elaeis guineensis* in West Africa. Modelling of *Coelaenomenodera* population dynamics and practical applications. *Oléagineux*, 39(10) : 461-469.

Lecoustre R., de Reffye P., 1986. Contribution to the development of an integrated control method against *Coelaenomenodera minuta* Uh., main pest of *Elaeis guineensis* in West Africa. *Oléagineux*, 41(8-9) : 367-376.

Lecoustre R., de Reffye P., 1987. Méthode d'estimation de la part due à la pollinisation dans l'expression du taux de nouaison. *Oléagineux*, 42(5) : 175-183.

Lecoustre R., de Reffye P., Jaeger M., Dinouard P., 1992. Controlling the architectural geometry of a plant's growth - Application to the Begonia genus. In : Thalmann, D., Thalmann, N. M. (Eds). *Creating and animating the virtual world*. S. l. : Springer Verlag, 199-214 p.

Lemaire S., 2010. Système dynamique de la croissance et du développement de la betterave sucrière (Beta vulgaris L.). AgroParisTech (Ph. D. Thesis).

Lemaire S., Maupas F., Cournède P.-H., de Reffye P., 2008. A morphogenetic crop model for sugar-beet (*beta vulgaris l.*). In : *International Symposium on Crop Modeling and Decision Support : ISCMDS 2008*, April 19-22, 2008, Nanjing, China, 2008.

Letort V., Cournède P.-H., Mathieu A., de Reffye P., Constant T., 2008. Parametric identification of a functional-structural tree growth model and application to beech trees (*Fagus sylvatica*). *Functional Plant Biology*, 35(9-10) : 951-963.

Letort V., Heuret P., Zalamea P.-C., de Reffye P., Nicolini E., 2012. Analysing the effects of local environment on the source-sink balance of Cecropia sciadophylla : a methodological approach based on model inversion. *Annals of Forest Science*, 69 : 167-180.

Letort V., Mahe P., Cournède P.-H., de Reffye P., Courtois B., 2008. Quantitative genetics and functional-structural plant growth models: Simulation of quantitative trait loci detection for model parameters and application to potential yield optimization. *Annals of botany*, 101(8) : 1243-1254.

Letort V., Sabatier S., Akaffou S., Hamon S., Hamon P. *et al*., 2012. Interspecific variability of biomass production of young Coffea. In : *Proceedings of Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications* (*PMA*), Oct 2012, Shanghai, China. IEEE Press, p. 224-227.

Li Z.-P., Le Chevalier V., Cournède P.-H, 2009. Towards a continuous approach of functional-structural plant growth. In : *Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications* (*PMA*), *2009 Third International Symposium on*. IEEE, p. 334-340.

Lindenmayer A., 1968. Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs. *Journal of Theoretical Biology*, 18(3) : 280-299.

Lintermann B., Deussen O., 1997. A Modelling Method and User Interface for Creating Plants. *Graphics Interface*, 1997 : 189-198.

Lintermann B., Deussen O., 1999. Interactive structural and geometrical modeling of plants. *IEEE Computer Graphics and Applications*, 19(1) : 56-65.

Livny Y.-T., Yan F.-L., Olson M., Chen B.-Q., Zhang H., El-Sana J., 2010. Automatic reconstruction of tree skeletal structures from point clouds. ACM Trans. Graph. 29(6, 151), 8 p.

Loi C., Cournède, P.-H., 2008. Generating functions of stochastic L-systems and application to models of plant development. *DMTCS proceedings*, Fifth Colloquium on Mathematics and Computer Science, DMTCS proc. AI, 2008, 325–338 .

Loi C., Cournède, P.-H., Françon J., 2010. A symbolic method to analyse patterns in plant structure whose organogenesis is driven by a multitype branching process. *Journal of Computer Science and Technology, March 2010 :1-14*

Luquet D., Dingkuhn M., Kim H., Tambour L., Clement-Vidal A., 2006. EcoMeristem, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 1. Concept, validation and sensitivity analysis. *Functional Plant Biology*, *33*(4) : 309-323.

# M – N – O – P

Ma Y.-T., Li B.-G., Zhan Z.-G., Guo Y., Luquet D., de Reffye P., Dingkuhn M., 2007. Parameter stability of the functional–structural plant model GREENLAB as affected by variation within populations, among seasons and among growth stages. *Annals of Botany*, 99(1) : 61-73.

Ma Y.-T., Wen M.-P., Guo Y., Li B.-G., Cournède P.-H., de Reffye P. 2008. Parameter optimization and field validation of the functional–structural model GREENLAB for maize at different population densities. *Annals of botany*, 101(8) : 1185-1194.

Ma Y.-T., Wubs A.-M., Mathieu A., Heuvelink E., Zhu J.-Y., Hu B.-G., Cournède P.-H., de Reffye P., 2011. Simulation of fruit-set and trophic competition and optimization of yield advantages in six Capsicum cultivars using functional-structural plant modelling. *Annals of Botany*, 107(5) : 793-803.

Maciel P.-W.-C., Shirley P., 1995. Visual navigation of large environments using textured clusters. In : *ACM Siggraph Symposium on Interactive 3D Graphics*.

Mailhol J.-C., Revol P., Ruelle P., 1996. Pilote: un modèle opérationnel pour déceler l'apparition de stress hydrique. In : *ICID 16th international congress on irrigation and drainage: workhop on crop-waterenvironment models*, p. 167-182.

Mailhol J.-C., Ruelle P., Walser S., Schütze N., Dejean C., 2011. Analysis of AET and yield prediction under surface and buried drip irrigation systems using the crop model PILOTE and Hydrus-2D. *Agric. Water Manag.*, 98 : 1033-1044.

Mangenet T., 2013. Approche rétrospective des cycles phénologiques chez quelques espèces guyanaises. Vers une nouvelle branche de la dendrochronologie. Université de Montpellier 2, thèse de doctorat, systèmes intègres en biologie, agronomie, géosciences, hydrosciences, environnement (SIBAGHE), 234 p.

Mathieu A., 2006. Essai sur la modélisation des interactions entre la croissance et le développement d'une plante : cas du modèle GreenLab. Thèse de doctorat Mathématiques appliquées. École centrale de Paris.

Mathieu A., Cournède P.-H., Barthélémy D., de Reffye P., 2007. Condition for the generation of rhythms in a discrete dynamic system. Case of a functional structural plant growth model. *In*: T. Fourcaud and X. P. Zhang. *Second International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, PMA06, 13-17 november 2006, Beijing, P.R. China*. Los Alamos, IEEE Computer Society, 26-33.

Mathieu A., Cournède P.-H., Barthélémy D., de Reffye P., 2008. Rhythms and alternating patterns in plants as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. *Annals of Botany*, 101(8) : 1233-1242

Mathieu A., Cournède P.-H., De Reffye P., 2004. A dynamical model of plant growth with full retroaction between organogenesis and photosynthesis. *In* : *CARI'04, 7ème Colloque Africain sur la Recherche en Informatique*, Hammamet, Tunisie, 22-25/11/2004.

Mathieu A., Cournède P.-H., Letort V., Barthélémy D., de Reffye P. 2009. A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany*, 103(8) : 1173-1186.

Mathieu A., Letort V., Cournède P.-H., Zhang B.-G., Heuret P., de Reffye P., 2012. Oscillations in Functional Structural Plant Growth Models Math. Model. *Nat*. *Phenom*. 7(6): 47–66.

Mathieu A., Zhang B.-G., Heuvelink E., Liu S.-J., Cournède P.-H., de Reffye P. 2007. Calibration of fruit cyclic patterns in cucumber plants as a function of source-sink ratio with the GreenLab model. *In* : *FSPM 2007 The 5th International Workshop on Functional Structural Plant Models*, Napier, New Zealand, 04-05/11/2007, 1-4

Max N., 1996. Hierarchical rendering of trees from pre-computed multi-layer z-buffers. In : *Proceedings of the 1996 Eurographics Workshop on*

*Rendering*, 1996, p. 165-174.

Mialet I., 1990. Le cacaoyer, *Theobroma cacao* La modélisation de son architecture et de sa croissance : exemple de l'hybride UPA402* C410 (Doctoral dissertation).

Mialet-Serra I., Dauzat J., Auclair D. 2001. Using plant architectural models for estimation of radiation transfer in a coconut-based agroforestry system. *Agroforestry systems*, 53(2) : 141-149.

Mitchell K.-J., 1975. Dynamics and simulated yield of Douglas fir. *Forest Sciences*, Monograph 17, 39 p.

Mossu G., Paulin D., De Reffye P., 1981. Influence de la floraison et de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Liaisons mathématiques entre les données expérimentales. Équation du rendement. *Café Cacao Thé*, 25(3) : 155-168.

Naylor T., Balintfy J. 1966. *Computer simulation techniques*. John Wiley & Sons.

Neubert B., Franken T., Deussen O., 2007. Approximate image-based tree-modeling using particle flows. In : *ACM*, *Transactions on Graphics*, T06, 88.

Nicolini E, Chanson B., 1999. La pousse courte, un indicateur du degré de maturation chez le hêtre (*Fagus Sylvatica* L.). *Canadian Journal of Botany*, 77 : 1539-1550.

Nicolini, E., 1998. Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres Fagus sylvatica L. Fagaceae) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany*, 76(7) : 1232-1244.

Ning X.-J., Zhang X.-P., Wang Y.-G., Jaeger M., 2009. Segmentation of architecture shape information from 3D point cloud. In : S.N. Spencer ed. *VRCAI 09*. *Proceedings of the 8th international Conference on Virtual Reality Continuum and Its Applications in industry* (Yokohama, Japan, December 14-15, 2009). ACM, New York, p. 127-132.

Nosenzo R., de Reffye P., Blaise F., Le Dimet F.-X., 2001. Modèles mathématiques de conduite culturale. In : Malézieux É., Trébuil G., Jaeger M. (eds.). *Modélisation des agroécosystèmes et aide à la décision*. Montpellier, Cirad, p. 145-172. (Repères).

Oldeman R.-A.-A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire n. 73. Paris, Orstom.

Oppenheimer P.-E., 1986. Real time design and animation of fractal plants and trees. *SIGGRAPH Comput*. *Graph*., 20(4) : 55-64.

Pagès L., Vercambre G., Drouet J. L., Lecompte F., Collet C., Le Bot J., 2004. Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant and Soil*, 258(1) : 103-119.

Pallas B., Loi C., Christophe A., Cournède P.-H., Lecoeur J., 2009. A stochastic growth model of grapevine with full interaction between environment, trophic competition and plant development. *In* : *Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications* (PMA09), IEEE, p. 95-102.

Palubicki W., Horel K., Longay S., Runions A., Lane B., Měch R., Prusinkiewicz P., 2009. Self-organizing tree models for image synthesis. *ACM Transactions on Graphics* (*TOG*), 28(3) : 58.

Papert S., 1980. *Mindstorms: Children, Computers, and Powerful Ideas*. Basic Books, Inc. 244 p.

Parvais J.-P., de Reffye P., Lucas P., 1977. Observations sur la pollinisation libre chez Theobroma cacao: analyse mathématique des données et modélisation. *Café Cacao Thé*, 21(4) : 253-260.

Paulin D., 1981. Contribution à l'étude de la biologie florale du cacaoyer. Bilan de pollinisations artificielles. *Café Cacao Thé*, 25 : 105-112.

Perttunen J., Sievänen R., and Nikinmaa E., 1998. LIGNUM: a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling*, 108(1-3) : 189-198.

Perttunen J., Sievänen R., Nikinmaa E., Salminen H., Saarenmaa H., Väkevä J. LIGNUM: a tree model based on simple structural units. *Annals of Botany*, 77 : 87-98, 1996.

Pfister H., Zwicker M., van Baar J., Gross M., 2000. Surfels: surface elements as rendering primitives. In : *Proceedings of the 27th annual conference on Computer graphics and interactive techniques*. ACM Press/Addison-Wesley Publishing Co., p. 335-342.

Poisson C., Rey H., 1997. Modélisation de l'architecture et de la croissance de 5 espèces du genre *Nicotiana*. *Ann. du Tabac*. Section 2(29) : 37-54.

Poisson C., Rey H., Caraglio Y., Rabaste S., Barczi J.-F., Guedon Y., Modélisation de l'architecture et de la croissance de 5 espèces du genre *Nicotiana*. *Annales du Tabac*, France (1997).

Pressler R., 1865. *Das Gesetz der Stammbildung*. Arnoldische Buchhandlung (Leipzig), 153 p.

Prusinkiewicz P, Lindenmayer A, Hanan J., 1988. Developmental models of herbaceous plants for computer imagery purposes. *Computer Graphics*, 22 : 141-150.

Prusinkiewicz P., 1986. Applications of L-systems to computer imagery. In : Hartmut Ehrig, Manfred Nagl, Grzegorz Rozenberg, and Azriel Rosenfeld (Eds.). *Proceedings of the 3rd International Workshop on Graph-Grammars and Their Application to Computer Science*. Springer-Verlag, London, p. 534-548.

Prusinkiewicz P., Lindenmayer A., 1990. *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer-Verlag, New York, 228 p. (The Virtual Laboratory).

Prusinkiewicz P., Lindenmayer A., Hanan J., Developmental models of herbaceous plants for computer imagery purposes, Proceedings of SIGGRAPH 88. *Computer Graphics*, 22 (4) : 141-150.

Puntieri J., Barthélémy D., de Reffye P., Blaise F., Brion C., 1995. *Analisis, modelizacion y simulacion de la arquitectura de las plantas*. *Advances y*

*aplicaciones en la region andino-patagonia*. In : Actas de las IV Jornadas Forestales Patagonias, San Martin de los Andes, Argentine, 547-573.

# Q – R – S – T – U

Qi R., 2009. Optimization and Optimal Control of Plant Growth: Application of the GreenLab Model for the Decision Help in Agriculture. Doctorat École centrale de Paris.

Qi R., Cournède P.-H., de Reffye P., 2009. Tri-trophic Ecosystem Oil Palm-Pests-Auxiliaries: II. Sensitivity Analysis, Parameter Identification and Control. In : *Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications* (*PMA*), *2009 Third International Symposium on*. IEEE, p. 327-333.

Qi R., Letort V., Kang M.-Z., Cournède P.-H., de Reffye P., Fourcaud T., 2009. Application of the GreenLab model to simulate and optimize tree stability and wood production: a theoretical study. *Silva Fennica*, 43(3) : 465-487

Qi R., Ma Y.-T., Hu B.-G, de Reffye P., Cournède P.-H., 2010. Optimization of source-sink dynamics in plant growth for ideotype breeding: A case study on maize. *Computers and Electronics in Agriculture*, 71(1) : 96-105.

Quan L., Tan P., Zeng G., Yuan L., Wang J.-D., Kang S.-B., 2006. Image-based plant modeling. In : *SIGGRAPH 06*. ACM SIGGRAPH 2006 Papers, p. 599-604. Also published In : *ACM Transactions on Graphics* 25(3) : 772-778.

Raboin L.-M., Paulin D., Cilas C., Eskes A. B., 1993. Analyse génétique de quelques caractères quantitatifs des fleurs du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Leur intérêt pour l'évaluation de la diversité de l'espèce. *Café, cacao, thé*, 37(4) : 273-282.

Reche-Martinez A., Martin I., Drettakis G., 2004 Volumetric reconstruction and interactive rendering of trees from photographs. *ACM Transactions on Graphics*, 23(3) : 720-727.

Reeves W.-T., 1983. Particle systems, a technique for modeling a class of fuzzy objects. In : Peter P. Tanner (Ed.). *Proceedings of the 10th annual*

*conference on Computer graphics and interactive techniques* (*SIGGRAPH 83*). ACM, New York, p. 359-375.

Reeves W.-T., Salesin D., Cook R.-L., 1987. Rendering antialiased shadows with depth maps. In : *Computer Graphics* (*Proceedings of SIGGRAPH 87*), p. 283-291.

Remolar I., Chover M., Ribelles J., Belmonte O., 2003. View-dependent multiresolution model for foliage. In : *Proceedings 11-th International Conference in Central Europe on Computer Graphics, Visualization and Computer Vision*, p. 370-378.

Rey H., 2003. Utilisation de la modélisation 3D pour l'analyse et la simulation du développement et de la croissance végétative d'une plante de tournesol en conditions environnementales fluctuantes (température et rayonnement). Doctoral dissertation, Montpellier, ENSA.

Rey H., Barczi J.-F., Caraglio Y., de Reffye, P., 1998. AMAPsim : un outil de construction et simulation de plantes numériques tridimensionnelles : principes et applications. In : *Architecture et modélisation en arboriculture fruitière*, 11ème colloque sur les recherches fruitières, Montpellier, France 5-6/03/1998. INRA-Ctifl; p. 296-306.

Rivals P., 1965. Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (Application aux espèces fruitières). *Journal d'Agronomie Tropicale et de Botanique Appliquée*, 12 : 655-686.

Sabatier S., Barthélémy D., 2001. Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans Regia* L. (*Juglandaceae*). *Annals of Botany*, 87 : 117-123.

Sabatier S., Barthélémy D., Ducousso I., Germain É., 1998. Modalités d'allongement et morphologie des pousses annuelles chez le noyer commun, *Juglans regia* L.'Lara'(Juglandaceae). *Canadian Journal of Botany*, *76*(7) : 1253-1264.

Saito K., Kumagai Y., Honjo T., Ishida Y., Lecoustre R., de Reffye P., 1993. Photo-realistic forest landscape simulation - Application of GIS and plant

modeling technique. In : *Proceedings of NICOGRAPH'93*. Tokyo, Japon, NICOGRAPH'93, 11/1993, p. 226-236.

Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T., 1964. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. I: Basic analyses, *Jpn. J. Ecol.*, 14 : 97-105.

Shlyakhter I., Rozenoer M., Dorsey J., Teller S., 2001. Reconstructing 3d tree models from instrumented photographs. *IEEE Computer Graphics and Applications*, 21(3) : 53-61.

Smart Forest, 2000. User's Manual, Version 6.5, 14 p.

Smith A.-R., 1984. Plants, fractals, and formal languages. In : Hank Christiansen (Ed.). *Proceedings of the 11th annual conference on Computer graphics and interactive techniques* (SIGGRAPH 84). ACM, New York, p. 1-10.

Soler C., Sillion F.-X., Blaise F., de Reffye P., 2003. An efficient instantiation algorithm for simulating radiant energy transfer in plant models. *ACM Transactions on Graphics*, 22(2) : 204-233.

Sousa T., 2008. Chapter 16. Vegetation Procedural Animation and Shading in Crysis. In : Nguyen H. (Eds). *GPU Gems 3*. Canada, Addison-Wesley, p. 105-121.

Strahler A.-N., 1952. Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topology. *Bull. Geol. Soc. America*, 63 : 17-42.

Sun R.-X., Jia J-Y.., Jaeger M., 2009. Intelligent Tree Modeling Based on L-system. In : *IEEE 10th International Conference on Computer-Aided Industrial Design & Conceptual Design, 2009*. November 26-29, 2009, Wenzhou, China. p. 1096-1100.

Sun R.-X., Jia J.-Y., Li H., Jaeger M., 2009. Image-based Lightweight Tree Modeling. In : S.N. Spencer Ed. *VRCAI 09. Proceedings of the 8th international. Conference on Virtual Reality Continuum and Its*

*Applications in industry* (Yokohama, Japan, December 14 - 15, 2009). ACM, New York, p. 17-22.

Szafran N, Despreaux S., Biard L., Blaise F., 2003. Sawing of logs in virtual trees using 3D intersections algorithms. In : Hu B.-G., Jaeger M. (Eds), *Plant growth modelling and applications* (PMA03), Proceedings of the 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Their Applications, Beijing, Chine, 13-16 octobre 2003. Beijing: Tsinghua University Press, Springer, p. 372-384.

Tan P., Fang T., Xiao J.-X., Zhao P., Quan L., 2008. Single image tree modeling. *ACM Transactions on Graphics*, 27(5) : 108.

Tan P., Zeng G., Wang J.-D., Kang S.-B., Quan L., 2007. Image-based tree modeling. In : *Proceedings of SIGGRAPH 2007*.

Taugourdeau O., Delagrange S., de Reffye P., Messier C., 2013. Modelling Sugar maple development along its whole ontogeny : modelling hypotheses and calibration methodology. In : Eds. Risto Sievänen, Eero Nikinmaa, Christophe Godin, Anna Lintunen, Pekka Nygren. *Proceedings of the 7th International Conference on Functional-Structural Plant Models* (FSPM2013), Saariselkä, Finland, 9-14 June 2013.

Thomas-Domenech J.-M., 1970. *Encyclopédie en couleur de la botanique, Marabout université 1970*.

Tondjo K., 2016. Étude et modélisation des relations structure-fonctions chez le *Tectona grandis* (Teck) en plantation au Togo. Thèse soutenue, université de Lomé, Togo.

Trevezas S., Malefaki S., Cournède P.-H., 2014. Parameter estimation via stochastic variants of the ECM algorithm with applications to plant growth modeling. *Computational Statistics & Data Analysis*, 78 : 82-99.

# V – W – X – Y – Z


Varenne F., 2007. *Du modèle à la simulation informatique*. Paris, Vrin.

Varenne F., Silberstein M., Dutreuil S., Huneman P., 2013. Modéliser & simuler. *Épistémologies et pratiques de la modélisation et de la simulation*, *1*.

Vavitsara M.-E., 2014. Modélisation de l'architecture et de la production végétale des herbacées. Application à l'amélioration de la production *du Spilanthes acmelea* L. Thèse es Science. Université de Mahajanga, Madagascar.

Viennot X.-G., Eyrolles G., Janey N., Arquès D., 1989. Combinatorial Analysis of Ramified Patterns and Computer Imagery of Trees, Actes de SIGGRAPH 89, Boston, Juillet 89. *Computer Graphics*, 23(3) : 31-40.

Wang F., Kang M.-Z., Lu Q., Letort V., Han H., Guo Y., de Reffye P., Li B.-G., 2011. A stochastic model of tree architecture and biomass partitioning : application to Mongolian Scots pines. *Annals of Botany*, 107(5) : 781-792

Wang H.-Y., Kang M.-Z., Hua J., Wang X.-J., 2013. Modeling plant plasticity from a biophysical model: biomechanics. In : *Proceedings of the 12th ACM SIGGRAPH International Conference on Virtual-Reality Continuum and Its Applications in Industry*. ACM, p. 115-122.

Wang H.-Y, Kang M.-Z., Hua J., 2012. Simulating plant plasticity under light environment: A source-sink approach. In : *Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications* (*PMA*), *2012 IEEE Fourth International Symposium on*. IEEE, p. 431-438.

Wang X.-J., *et al*, 2014. Application of a probabilistic model for analysing the abortion of seeds and pods in winter oilseed rape (Brassica napus). *Annals of Applied Biology*, 165(3) : 414-428.

Wernecke P., Buck-Sorlin G., Diepenbrock W., 2000. Combining process- with architectural models: the simulation tool VICA. *Systems Analysis*

*Modelling Simulation*, 39(2) : 235-277.

Wither J., Boudon F., Cani M.P., Godin C., 2009. Structure from silhouettes: a new paradigm for fast sketch-based design of trees. In : *Proceedings of EUROGRAPHICS 2009*.

Woo M., Neider J., Davis T., Shreiner D., 1999. *OpenGL Programming Guide: The Official Guide to Learning Opengl, Version 1.2* (3rd ed.). Boston, Addison-Wesley Longman Publishing Co.

Wu L., Le Dimet F.-X., de Reffye P., Hu B.-G., Cournède P.-H., Kang, M.-Z. , 2012. An optimal control methodology for plant growth—Case study of a water supply problem of sunflower. *Mathematics and Computers in Simulation*, 82(5) : 909-923.

Wu Q.-L., Cournède P.-H., Mathieu A., 2012. An efficient computational method for global sensitivity analysis and its application to tree growth modelling. *Reliability Engineering & System Safety*, 107 : 35-43.

Xplo : an open source software for plant architecture eXploration. http://amapstudio.cirad.fr/soft/xplo/start

Xu H., Gossett N., Chen B.-Q. 2007. Knowledge and heuristic-based modeling of laser- scanned trees. *ACM Transactions on Graphics*, 26(4), p. 19.

Yan H.-P., de Reffye P., Pan C.-H., Hu BaoGang., 2003. Fast construction of plant architectural models based on substructure decomposition. *Journal of Computer Science and Technology*, 18(6) : 780-787.

Yan H.-P., Barczi J.-F., de Reffye P., Hu B.-G., Jaeger M., Leroux J., 2002. Fast Algorithms of plant computation based on substructure instances. *Journal of WSCG*, 10(1-3) : 145-153

Yan H.-P., Kang M.-Z., de Reffye P., Dingkuhn M., 2004. A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany*, 93(5) : 591-602.

Zhan Z.-G., de Reffye P., Houllier F., Hu B.-G., 2003. Fitting a Functional-Structural growth model with plant architectural data. *In*: Hu B.-G., Jaeger M., eds. *Proceedings of 1st International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation,Visualization and Applications* (*PMA03*). Beijing, China, Springer and Tsinghua University Press, p. 108-117.

Zhang B.-G., Kang M.-Z., Letort V., Wang X.-J., de Reffye P., 2010. Comparison between empirical and functional sinks of organs - Application on tomato plant. *In* : Li B.-G., Jaeger M. and Guo Y. (Eds). 2010. *Proceedings of Plant growth Modeling, and their Applications* (*PMA09*). Beijing, China, November 9-13, IEEE CPS, p. 191-197.

Zhang W., Li B.-G., 2009. General structural model of crop root system based on the dual-scale automaton. In : Li B.-G., Jaeger M. and Guo Y. (Eds). 2010. *Proceedings of Plant growth Modeling, and their Applications* (*PMA09*). Beijing, China, November 9-13, IEEE CPS, p. 161-164.

Zhang X.-P., Blaise F., Jaeger M., 2006. Multiresolution Plant Models with complex organs. In : *Proceedings of ACM VRCIA 2006*, June 14-17, Hong-Kong, p. 331-334.

Zhao X., de Reffye P., Barthélémy D., Hu B.-G., 2003. Interactive simulation of plant architecture based on a dual-scale automaton model. In: P. de Reffye and X. Zhao. *Plant growth modeling and applications*. *Proceedings PMA03 : 2003' International symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and their applications, Beijing, China, October 13-16, 2003*. Beijing, Chine. Beijing, Tsinghua University Press-Springer, p. 144-153.

Zhao X., de Reffye P., Xiong F.-L., Zhan Z.-G., 2001. Dual-scale automaton model for virtual plant development. *Chinese Journal of Computers*, 24(6) : 608-617

Zheng B.-Y., Ma Y.-T., Li B.-G., Guo Y., Deng Q.-Y., 2009. Assessment of the effects of leaf angle combinations on potential photosynthesis capacity of rice with 3-D models using high performance computing. In : Li B.-G., Jaeger M. and Guo Y. (Eds). 2010. *Proceedings of Plant growth Modeling,*

*and their Applications* (*PMA09*). Beijing, China, November 9-13, IEEE CPS, p. 237-244.

Zhu C., Zhang X.-P., Hu B.-G., Jaeger M., 2008. Reconstruction of Tree Crown Shape from Scanned Data. In : Z. Pan *et al*. (Eds.). Edutainment 2008, LNCS 5093. Proceedings of Third International Conference of E-Learning and Games. Edutainment 08. Nanjing, China, p. 745-756.

Zhu C., Zhang X.-P., Jaeger M., 2009. New Method for Construction of Tree Crown from Scanned Data. In : Li B.-G., Jaeger M. and Guo Y. (Eds). 2010. *Proceedings of Plant growth Modeling, and their Applications* (*PMA09*). Beijing, China, November 9-13, IEEE CPS, p. 352-359.

# Annexes

# Glossaire

Voir aussi : http://amap.cirad.fr/architecture/glossaire.html

**Âge chronologique**. Caractérise, pour un axe ou un phytomère, le nombre de cycles de développement écoulés depuis leurs créations par le méristème terminal.

**Âge ontogénique**. Égal pour un phytomère à l’âge chronologique de la plante au moment de sa création par le méristème terminal. Âge physiologique. Index qui mesure qualitativement le degré de différenciation morphologique d’un axe végétatif qui est assimilé à un vieillissement. En général, l’âge physiologique augmente avec l’ordre de ramification.

**Architecture végétale** (botanique). L'architecture végétale est l'étude des formes extérieures des végétaux et de leur organisation (Wikipédia).

**Axe de développement**. Représentation axiale simplifiée de la tige feuillée ou représentation des entités phytomères en alternance avec des entités vides (issues des pauses du méristème) et des caractéristiques des productions axillaires (organes et âges physiologiques des sous-structures portées).

**Axe végétatif**. Tige feuillée composée d’une série de phytomères avec leurs organes et leurs méristèmes axillaires.

**Croissance primaire**. Allongement des axes végétatifs sous l’action de l’expansion des entrenœuds en longueurs.

**Croissance secondaire**. Accroissement en diamètre des axes végétatifs sous l’action d’un empilement de cernes formés par le cambium assise méristématique périphérique chez les plantes ligneuses.

**Croissance végétale**. Résultat de la photosynthèse qui assure la production de la biomasse et de sa répartition dans les organes de la plante pour assurer leurs expansions.

**Cycle de croissance** (CC). Temps unitaire choisi pour contrôler la croissance d’une plante en biomasse.

**Cycle de développement** (CD). Temps unitaire nécessaire à la formation d’un phytomère par un méristème.

**Développement végétal**. Résultat de l’activité des méristèmes qui met en place une structure végétale. Le développement est continu en l’absence de pauses de longue durée (cas des herbacées) ou rythmique dans le cas contraire avec formation d’unités de croissance (cas des arbres.)

**Estimation** (de paramètres). Valeurs (de paramètres) calculés par optimisation à partir de mesures échantillonnées sur les plantes.

**Fonction puits**. Demande individuelle d’un organe pour capturer la biomasse à partir du pool commun afin d’assurer son expansion.

**Fonction source**. Fonction photosynthétique qui exprime la production de biomasse en fonction de l’efficience climatique, de la lumière et de la surface foliaire. Méristème. Tissu dont les cellules sont en division active et qui engendre les autres parties de l'appareil végétatif.

**Identification** (de paramètres). Opération consistant à déterminer les paramètres importants pour un modèle à partir d’échantillons

**Implémentation** (d’un modèle). Réalisation logicielle (d’un modèle) dédiée à un environnement informatique (un système d’exploitation et une architecture matérielle).

**LAI**. Surface foliaire de la culture au $m^2$, également appelé indice foliaire.

**LUE**. Efficience de la lumière

**Organe puits**. Organe assurant son expansion en prélevant de la biomasse du pool commun proportionnellement à sa force de puits. Tous les organes sont organes puits.

**Organe source**. Organe produisant de la biomasse (généralement les feuilles et les graines au début de croissance, parfois des tiges).

**PAR**. Radiation photosynthétique active, fraction de la radiation du soleil utilisable par la photosynthèse.

**Phytomère**. Entité botanique de base produite par un méristème apical comprenant un entrenœud, un nœud qui porte les organes (feuilles, fruits, et les méristèmes axillaires).

**Plante computationnelle**. Plante virtuelle calculée par un modèle de simulation, présentant des aspects structuraux ou fonctionnels.

**Réitération** (botanique). Capacité que peut offrir l'arbre adulte à dupliquer son unité architecturale.

**Structure chronologique**. Structure explicite à représentation planaire et temporelle incluant la représentation des pauses des méristèmes.

**Structure explicite**. Structure d'une plante computationnelle décrite sous forme d'une liste d'organes connectés autorisant une représentation géométrique.

**Structure implicite**. Structure d'une plante computationnelle décrite sous forme de tableaux qui donne les nombres des différents types de phytomères produits en fonction de l'âge chronologique de la plante et des âges physiologiques.

**Structure morphologique**. Structure explicite planaire montrant les organes avec leurs dimensions compte tenu de leur biomasse et de leurs allométries.

**Structure potentielle**. Structure incluant toutes les réalisations possibles des simulations stochastiques en mode chronologique. Chaque entité de la structure potentielle existe avec une probabilité calculable à partir du fonctionnement de l'automate botanique.

**Structure topologique**. Structure explicite planaire n'incluant pas la représentation des pauses des méristèmes.

**Structure végétale**. Représentation simplifiée de l'architecture d'une plante constituée d'un axe de développement qui porte des sous-structures.

**Surface de production**. Notion introduite dans le formalisme GreenLab permettant le passage de la plante isolée au peuplement. Cette surface intervient dans la relation liant à chaque cycle, la production à la surface foliaire.

**Surface de projection**. Projection verticale au sol du contour du houppier de la plante.

**Surface disponible**. Surface disponible au sol pour la croissance d'une plante individuelle égale à l'inverse de la densité.

**Temps calendaire**. Temps exprimé en nombre de jours.

**Temps thermique**. Temps exprimé en nombre de degré-jour, somme des températures moyennes journalières sur un temps calendaire donné.

**Unité (ou diagramme) architectural(e)** (botanique). Description conceptuelle de la structure de jeunes plantes fondée sur une typologie de différentes catégories d’axes, intégrant le nombre de ces catégories d'axes, leur nature et la manière dont elles s'agencent entre elles.

**Unité de croissance**. Portion d’axe feuillé produite par un méristème entre deux pauses de longue durée qui confère un aspect rythmique au développement.

# Opérateurs et variables

| Variables | Significations, codage |
|---|---|
| $\varphi$ | Âge physiologique |
| $a$ | Probabilité de ramification |
| $b$ | Probabilité de développement |
| $c$ | Viabilité (probabilité) |
| $D(t)$ | Demande de la plante au cycle *t* |
| $E$, $E(t)$ | Conditions environnementales (au cycle *t*) |
| $k$ | Coefficient d'extinction (loi de Beer) |
| $M$ | Opérateur (matriciel) descripteur de ramification |
| $max\varphi$ | Nombre d'âges physiologiques |
| $N$, $N_o$, $N_o^{\varphi}$ | Nombre de phytomères, d'organes |
| $o$ | Paramètre indicé par l'organe ***o*** selon le code : ***a*** : feuilles ou limbes ; ***g*** : pétioles ou gaines ; ***e*** : entrenœuds ; ***c*** : cernes ; *r* : racines ; ***f*** : fruits femelles ; ***m*** : fruits mâles. On utilise ***p*** pour l'ensemble des organes d'un phytomère |
| $p_o$ | Puits de l'organe *o* |
| $p_a$ | Puits des feuilles (ou limbes) |
| $p_g$ | Puits des pétioles (ou gaines) |
| $p_e$ | Puits des entrenœuds |
| $p_c$ | Puits des cernes |
| $p_r$ | Puits des racines |
| $p_f$ | Puits des fruits (femelles) |
| $p_m$ | Puits des fruits (mâles) |
| $P_p$ | Puits du phytomère |
| $B_o$ | Variations du puits de l'organe *o* (paramètres bêta) |
| $B_a$, $B_{a1}$, $B_{a2}$ | Variation du puits des feuilles |
| $B_e$, $B_{e1}$, $B_{e2}$ | Variation du puits des entrenœuds |

| | |
|---|---|
| $B_f$, $B_{f1}$, $B_{f2}$ | Variation du puits des fruits |
| | Variation du puits des autres organes |
| | |
| *Q(t)* | Production de la plante au cycle *t* |
| *Q0* | Biomasse de la graine |
| $q_o^{\varphi}(i,t)$ | Production de l’organe *o* au rang i au cycle *t* |
| *r* | Coefficient d’efficience de l’eau |
| $S_t^{\varphi}$ | Structure d’âge *t* et d’âge physiologique *φ* |
| *Sf* | Surface des feuilles fonctionnelles |
| *Sp* | Surface de production |
| *t* | Cycle courant |
| $t_a$ | Temps de fonctionnement des feuilles |
| $t_x$ | Temps d’expansion (feuilles par défaut) |
| $t_{xa}$ | Temps d’expansion des feuilles |
| $t_{xf}$ | Temps d’expansion des fruits |
| *U* | Opérateur (matriciel) descripteur d’unité de croissance |
| *w* | Rapport de rythme |

# Liste des principaux sigles

**Amap** (UMR), unité de recherche mixte de botanique et modélisation de l'architecture des plantes et des végétations.
**CAF**. Académie chinoise de foresterie
**CAS**. Académie chinoise des sciences
**CAU**. Université chinoise d'agriculture, Chinese Agriculture University
**CEF**. Centre d'études forestières du Canada
**Cirad**. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement
**CNRS**. Centre national de recherche scientifique
**CTIFL**. Centre technique interprofessionnel fruits légumes
**ECP**. École centrale de Paris, devenue Centrale Supelec
**Gloups**. GreenLab Operator and Universal Plant Simulator
**IDF**. Institut du développement forestier
**IFCC**. Institut français du café et du cacao
**Inra**. Institut national de recherche agronomique
**Inria**. Institut national de recherche en informatique et en automatique
**IRCC**. Institut de recherches du café, du cacao et autres plantes stimulantes
**IRD**. Institut de recherche pour le développement
**Irstea**. Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture
**ITB**. Institut technique français de la betterave industrielle
**ITL**. Institut technique du Lin
**Liama**. Laboratoire franco-chinois de recherche en informatique, automatique et mathématiques appliquées
**LIRMM**. Laboratoire d'informatique, de robotique et de microélectronique de Montpellier
**Mas**. Laboratoire de mathématiques appliquées aux systèmes à CentraleSupelec
**UQAM**. Université du Québec à Montréal
**WUR**. Université de Wageningen, Wageningen University and Research

**LAI**, indice foliaire, *leaf area index*
**LUE**, efficience de la lumière, *light use efficiency*

**PAR**, radiation photosynthétique active, *photosynthetic active radiation*
**WUE**, efficience de l’eau, *water use efficiency*

# Codes couleurs des figures

Âges physiologiques

- Phytomère en pause
- Âge physiologique 5
- Âge physiologique 4
- Âge physiologique 3
- Âge physiologique 2
- Âge physiologique 1

Fonctionnement des organes

- Phytomère en pause
- Fruit ayant terminé son expansion
- Fruit en expansion
- Feuille morte non fonctionnelle
- Feuille fonctionnelle
- Axes ou phytomères

# Auteurs

Daniel Barthélémy (Cirad), daniel.barthelemy@cirad.fr ✉
Frédéric Blaise (Cirad), frederic.blaise@cirad.fr ✉
Paul-Henri Cournède (ECP), paul-henry.cournede@centralesupelec.fr ✉
Philippe De Reffye, (Cirad), retraité, ph.dereffye@gmail.com ✉
Ep Heuvelink (WUR), ep.heuvelink@wur.nl ✉
François Houllier, Université Sorbonne Paris-Cité, fma.houllier@gmail.com ✉
BaoGang Hu (CASIA), hubaogang@gmail.com ✉
Marc Jaeger (Cirad), marc.jaeger@cirad.fr ✉
MengZhen Kang (CASIA), mengzhen.kang@ia.ac.cn ✉
Véronique Letort (ECP), veronique.letort@mas.ecp.fr ✉
Amélie Mathieu (AgroParisTech), amelie.mathieu@agroparistech.fr ✉
Hervé Rey (Cirad), herve.rey@cirad.fr ✉
Sylvie Sabatier (Cirad), sylvie-annabel.sabatier@cirad.fr ✉
Gérard Subsol (CNRS-Lirmm), gerard.subsol@lirmm.fr ✉
Guo Yan (CAU), yan.guo@cau.edu.cn ✉
BaoGui Zhang (CAU), zhangbg@cau.edu.cn ✉

# Contributeurs

Sélastique Akaffou, Jean-Marie Allirand, Daniel Auclair, Charlotte Baey, Jean-François Barczi, Yves Caraglio, Thierry Castel, Christian Cilas, Claire Chavaneau, Stéphane Chemouny, Michel Cognée, Évelyne Costes, Brigitte Courtois, Pascal Dabadie, Jean Dauzat, QingQiong Deng, Jun Diao, Mickaël Dingkuhn, Pierre Dinouard, XiaoXue Dong, Claude Edelin, Éric Elguero, XingRong Fan, Lu Feng, Thierry Fourcaud, Dominique Fournier, Sébastien Griffon, Nicolas Janey, Tondjo Kodjo, Hua Jin, Alexandra Jullien , René Lecoustre, Vincent Le Chevalier, Sébastien Lemaire, Jonathan Leroux, Dong Li, YunTao Ma, Thomas Mangenet, Guy Mossu Natacha Motisi, Robert Nosenzo, Éric Nicolini, Jean-Paul Parvais, Didier Paulin, Rui Qi, Fabienne Ribeyre, Cyril Soler, Nicolas Szafran, Olivier Taugourdeau, Marie-Élodie Vavitsara, XiuJuan Wang, Bénédicte Wenden, Lin Wu, HongPing Yan, LiLi Yang, Xing Zhao, XiaoPeng Zhang, ZhiGang Zhan, Chao Zhu.

# Étudiants chinois et français associés aux recherches de 1999 à 2016

| **Prénom** | **Nom** | **Nom en chinois** | **Diplôme** | **Affiliation** |
|---|---|---|---|---|
| Xing | ZHAO | 赵星 | Doctor | CASIIM |
| Zhigang | ZHAN | 展志刚 | Doctor | CAU |
| Hongping | YAN | 严红平 | Doctor | CASIA |
| Mengzhen | KANG | 康孟珍 | Doctor | CASIA |
| Li | LIU | 刘莉 | Doctor | CAU |
| Youhong | SONG | 宋有洪 | Doctor | CAU |
| Jun | TENG | 滕军 | Doctor | CASIA |
| Lin | WU | 吴林 | Doctor | CASIA / Université J. Fourier, Grenoble |
| Hanbing | QU | 曲寒冰 | Doctor | CASIA |
| Qinqun | DENG | 邓擎琼 | Doctor | CASIA |
| Ning | XIA | 夏宁 | PostDoctoral Fellow | CASIA |
| Weiming | DONG | 董未名 | PostDoctoral Fellow | CASIA |
| Zangling | CHEN | 程章林 | Doctor | CASIA |
| Yuntao | MA | 马韫韬 | Doctor | CAU |
| Banyou | ZENG | 郑邦友 | Doctor | CAU |
| Fen | WANG | 王锋 | Doctor | CAU |
| Haiwen | WU | 武海雯 | Doctor | CAU |
| Rui | QI | 齐蕊 | Doctor | CASIA / ECP |
| Xing | MEI | 梅星 | Doctor | CASIA |
| Cao | ZHU | 朱超 | Doctor | CASIA |
| Qiaoxue | DONG | 董乔雪 | Doctor | CAU |
| Lili | YANG | [illegible] | Doctor | CAU |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Lili | YANG | 杨丽丽 | Doctor | CAU |
| Hong | GUO | 国红 | Doctor | CAF |
| Jun | DIAO | 刁军 | Doctor | CAF |
| Dong | LI | 李冬 | Doctor | CAU |
| Xiujuan | WANG | 王秀娟 | Doctor | CAU |
| Lu | FENG | 冯露 | Doctor | CAU / Université Montpellier II |
| Qian | ZHANG | 张倩 | Doctor | CAU |
| Chan | WANG | 王灿 | Doctor | CAU |
| Jia | LIU | 刘佳 | Doctor | CASIA |
| Ning | WANG | 王宁 | Doctor | CASIA |
| Jing | HUA | 华净 | Doctor | CASIA |
| Hongjun | LI | 李红军 | Doctor | CASIA |
| Jia | LIU | 刘佳 | Doctor | CASIA |
| Mingrue | DAI | 代明睿 | Doctor | CASIA |
| Guanbo | BAO | 鲍冠伯 | Doctor | CASIA |
| Weiliang | MENG | 孟维亮 | PostDoctoral Fellow | CASIA |
| Haoyu | WANG | 王浩宇 | Doctor | CASIA |
| Xingrong | FAN | 范兴容 | Doctor | CASIA |
| Xing | GONG | 龚星 | Doctor | CASIA / UN2 |
| Jianwei | GUO | 郭建伟 | Doctor | CASIA |
| Yi | WU | 伍怡 | Master | CASIA |
| Jiang | WANG | 王矼 | Master | CASIA |
| Jianfei | LIU | 刘剑飞 | Master | CASIA |
| Zong | LI | 李重 | Master | CASIA |
| Bo | XIAN | 项波 | Master | CASIA |
| Weiwei | YIN | 尹巍巍 | Master | CASIA |
| Shuanghong | YANG | 杨双红 | Master | CASIA |
| Yubin | LIN | 林玉彬 | Master | CASIA |
| Yanhua | CHEN | 陈延华 | Master | CAU |
| [illegible] | LIU | [illegible] | Master | CAU |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Shujun | LIU | 刘淑军 | Master | CAU |
| Menglei | TANG | 唐梦蕾 | Master | CAU |
| Ning | GUO | 郭宁 | Master | CAU |
| Yi | ZHANG | 张一 | Master | CAU |
| Qian | WANG | 王谦 | Master | CAU |
| | | | | |
| Kodjo | TONDJO | | Doctor | Université de Lomé, Togo |
| Élodie | VAVITSARA | | Doctor | Université de Mahajanga, Madagascar / Université Montpellier II |
| Charlotte | BAEY | | Doctor | ECP |
| Zhongping | LI | | Doctor | ECP |
| Domohina Noromalala | ANDRIANASOL | | Doctor | Université Montpellier II |
| Feng | LU | | Doctor | CAU / Université Montpellier II |
| Xiujuan | WANG | | Doctor | CAU /ECP |
| Sébastien | LEMAIRE | | Doctor | Agro ParisTech |
| Rui | QI | | Doctor | ECP |
| Benoit | PALLAS | | Doctor | ECP |
| Jean-Francois | BARCZI | | Doctor | ECP / CIRAD |
| Véronique | LETORT | | Doctor | ECP |
| Amélie | MATHIEU | | Doctor | ECP |
| Lin | WU | | Doctor | ECP |
| Vincent | LE CHEVALIER | | Doctor | ECP |
| Olivier | TAUGOURDEAU | | PostDoctoral Felow | CEF/Université Ontario Québec, Canada |
| Michelle | OKOMA | | Doctor | Université de Daloa, Cote d'Ivoire |
| | | | | |
| Jonathan | LEROUX | | Master | ENS |
| Grange | VERMEER | | Master | École Polytechnique |
| Muriel | LUONG | | Master | École Centrale Nantes |
| Aurélien | LESLUYE | | Master | Université Chalmers, Suède |
| Charles-Antoine | DOUET | | Master | École Centrale Nantes |

# Quelques auteurs en photos…



De gauche à droite. Daniel Barthélémy, François Houllier, Philippe de Reffye. Photo © De Reffye, prise de vue 2007.




De gauche à droite. Marc Jaeger, Philippe de Reffye, BaoGang Hu. Photo © De Reffye, prise de vue 2007.




Véronique Letort et MenZhen Kang. Photo © Jaeger, prise de vue 2016.



De gauche à droite. Véronique Letort, Ep Heuvelink, YunTao Ma. Photo © De Reffye, prise de vue 2007.




De gauche à droite. Philippe de Reffye, Amélie Mathieu, Paul-Henry Cournède.
Photo © De Reffye, prise de vue 2001.




De gauche à droite. BaoGang Zhang et Philippe de Reffye et Yan Guo. Photo © De Reffye.